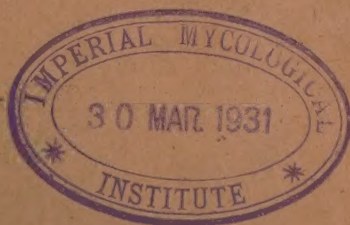


Untersuchungen  
über  
Immunität und Krankheitsempfänglichkeit  
der Holzpflanzen.

Inauguraldissertation  
der hohen Staatswirtschaftlichen Facultät  
der  
K. B. Ludwig-Maximilians-Universität zu München  
vorgelegt von

Ernst Münch,  
K. Forstamtsassessor aus München,  
im November 1908.



Ludwigsburg  
K. Hofbuchdruckerei Ungeheuer & Ulmer  
1909.



Untersuchungen

über

Immunität und Krankheitsempfänglichkeit  
der Holzpflanzen.

---

Inauguraldissertation

der hohen Staatswirtschaftlichen Facultät

der

K. B. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Ernst Münch,

K. Forstamtsassessor aus München,

im November 1908.

---

Ludwigsburg

K. Hofbuchdruckerei Angeheuer & Ulmer

1909.

---

Referent: Professor Dr. Freiherr von Tubeuf.

---



# Inhalt.

Einleitung . . . . .	1
Rap. I Plan und Gang der Untersuchungen . . . . .	4
1. Frühere Arbeiten . . . . .	4
2. Neue Laboratoriumsversuche . . . . .	5
3. Vergleich der Empfänglichkeit isolierter Sproßteile und lebender Ge- samtplanzen . . . . .	7
" II Untersuchungsmethoden . . . . .	11
" III Laboratoriumsversuche . . . . .	17
1. Ziffernmäßige Bestimmung des Luftbedarfes eines Pilzes . . . . .	17
2. Infektionen isolierter Zweige im Vegetationszustand . . . . .	22
3. Weitere Infektionen von Holzstücken mit Holzpilzen . . . . .	31
4. Infektionen isolierter Sproßteile mit Rindenpilzen . . . . .	40
5. Weitere Laboratoriumsversuche über den Sauerstoffbedarf der Pilze	50
Rap. IV. Betrachtung spezieller Krankheitsbilder . . . . .	56
1. Nectria cinnabarina . . . . .	56
2. Der Laubholzkrebs . . . . .	62
3. Der Lärchencrebs . . . . .	69
4. Das „Kirschbaumsterben am Rhein“ . . . . .	70
5. Valsa sordida . . . . .	73
6. Die Stockfäule der Nadelhölzer . . . . .	76
Anhang . . . . .	79





## Einleitung.

Man versteht unter Immunität einer Pflanze gegen eine Krankheit einen Zustand der Pflanze, in welchem sie von der Krankheit nicht befallen werden kann und spricht von Krankheitsdisposition oder =Prädisposition dann, wenn die Umstände zum Zustandekommen einer Krankheit günstig liegen. Wenn in der vorliegenden Abhandlung der Ausdruck Disposition vermieden und der „Immunität“ der Begriff „Krankheitsempfänglichkeit“ gegenübergestellt ist, so hat das einen im Zweck der Untersuchung liegenden Grund, der zunächst kurz erörtert werden mag.

Die Umstände, die zu einer Krankheit führen, lassen sich gruppieren in solche, die man als „Bedingungen“ und als „Ursache“ zu bezeichnen pflegt. Soll z. B. eine Frostkrankheit zu stande kommen, so müssen erstens die Pflanzenzellen frostempfindlich sein und zweitens müssen sie eine entsprechend tiefe Temperatur haben. Man nennt dann die Frostempfindlichkeit eine Bedingung und die tiefe Temperatur, den Frost, die Ursache der Krankheit. An solchen Beispielen kann man sich leicht klar machen, daß die Bezeichnung „Krankheitsursache“ immer für den Faktor angewendet wird, der in der zeitlichen Reihenfolge zuletzt eintritt und die Krankheit zur unmittelbaren Folge hat, während alle übrigen Faktoren, die vorher schon da waren und zum Zustandekommen der Krankheit ebenfalls notwendig sind, als „Bedingungen“ bezeichnet werden.

Bei den parasitären Pilzkrankheiten besteht die Krankheitsursache stets in der Einwirkung der Pilzfäden; es ist aber klar, daß der Parasit die Krankheit nur unter der Bedingung erzeugen kann, daß die Pflanze vermöge ihrer Beschaffenheit auch befallen und geschädigt werden kann, oder, um auf unsern Ausdruck zurückzukommen, daß sie „krankheitsempfänglich“ ist. Krankheitsempfänglichkeit bezeichnet einen Zustand der Pflanze, in welchem die Pflanze vom Krankheitserreger befallen werden kann.

Wir beschäftigen uns ausschließlich mit dieser „Krankheitsempfänglichkeit“, also mit Zuständen der Pflanze, „Disposition“ betrifft außerdem



noch Krankheitsfaktoren, die mit dem Zustand der Pflanze nichts zu tun haben und nur mit der Krankheitsursache zusammenhängen<sup>1) 2)</sup>. Man spricht von Disposition für Frosterkrankung, wenn die Pflanze in einer frostgefährdeten Mulde steht, von Disposition für Rostkrankheit, wenn ein Birnbaum in der Nähe eines von Gymnosporangium befallenen Wacholders wächst, von Disposition für Rauchscha den, wenn in der Nähe eines Waldes eine Fabrik betrieben wird. Disposition bezeichnet also etwa soviel wie „hohe Krankheitsgefahr“ oder „günstige Bedingungen“. Demgegenüber liegt Krankheitsempfänglichkeit z. B. vor, wenn die Beschaffenheit der Oberhaut oder die Gegenwart von Wunden den Pilzfäden das Eindringen gestattet, wenn die Pflanze vermöge ihrer chemischen Beschaffenheit dem Pilz zur Nahrung dienen kann u. s. w.

Der Begriff der Disposition wird manchmal, namentlich in der Medizin, auch enger gefaßt und mit Empfänglichkeit oder Empfindlichkeit ungefähr synonym angewendet.

Sorauer spricht von „Prädisposition“ und versteht darunter lediglich einen hohen Grad individueller Empfänglichkeit, also nur einen Teil der Empfänglichkeitszustände. („Unter „Prädisposition“ bezeichnen wir die Zustände, welche gewisse Individuen leichter und schneller einer Krankheitsursache zugänglich machen als andere Individuen derselben Art“)<sup>3)</sup>. Es sind demnach nur solche Empfänglichkeitszustände gemeint, die von anderen abweichen. Wenn z. B. von mehreren Pflanzen derselben Art die erste schon bei 0° erfriert, die zweite erst bei 1° und alle übrigen bei 2°, so sind nach dieser Definition Sorauers nur die erste und die zweite prädisponiert, alle übrigen nicht, obwohl auch diese „empfindlich“ sind. Prädisposition bezeichnet hienach etwas Relatives und Unbestimmtes; die Konstatierung der Disposition hätte in einem bestimmten Fall davon abzu hängen, daß bei derselben Pflanzenart Zustände geringerer Empfänglichkeit bekannt sind. Diese Hervorkehrung von Unterschieden individueller Empfänglichkeit ist vorteilhaft für den praktisch und theoretisch wichtigen Zweig der Beurteilung besonders widerstandsfähiger Kulturpflanzen, für die gegenwärtige Untersuchung aber zunächst ohne Belang. Wir haben uns nur die Frage gestellt, „worin die Empfänglichkeit besteht“, d. h. wie die Zustände der Pflanze beschaffen sind, in welchen sie erkranken kann. Die Antwort auf die Frage nach Unterschieden in diesen Zuständen ergibt sich dann von selbst. Um unser Thema genügend abzugrenzen, war diese Erörterung nicht zu umgehen.

Es wurde schon angedeutet, daß die Krankheitsbedingungen zum Zustandekommen einer Krankheit ebenso notwendig sind wie die Krankheitsursache.

<sup>1)</sup> Hartig, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., S. 6 ff.

<sup>2)</sup> v. Tübeuf, Pflanzenkrankheiten, S. 71 ff.

<sup>3)</sup> Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., S. 22.



Sachlich sind beide also gleichwertig, sie unterscheiden sich lediglich in der zeitlichen Reihenfolge des Eintretens. Dies sei hervorgehoben, weil es für die Forschung dahin führen muß, den Bedingungen, insbesondere auch der Krankheitsempfänglichkeit das gleiche Augenmerk zuzuwenden und sie ebenso eingehend zu erforschen wie die Ursache. Man kann sich aber keiner Täuschung hingeben, daß durch den heutigen Stand der Wissenschaft diese Forderung noch keineswegs erfüllt ist. Während man in der Erforschung der Pilze, ihrer Gestalt und Lebensweise, große Fortschritte gemacht hat und fortgesetzt eine Fülle von diesbezüglichen Tatsachen erbringt, ist man in der Kenntnis der Empfänglichkeitszustände noch sehr im Rückstand. Nicht als ob man die Notwendigkeit dieser Forschungsrichtung verkannt hätte — man ist sich der Wichtigkeit des Problems sehr wohl bewußt und hat namentlich bei den Brand- und Rostkrankheiten schon seit Jahren Anstrengungen gemacht, diese Umstände aufzuklären. Manches ist auf diesen Gebieten auch schon erreicht, doch sind bei der Schwierigkeit solcher Untersuchungen und der Unsicherheit eines Erfolges weite Strecken noch unbebaut. Speziell auf dem hier bearbeiteten Gebiet der Baumkrankheiten, die durch die sog. fakultativen Parasiten verursacht sind, war noch so wenig sichergestellt, daß ein richtiger Einblick in die Vorgänge, die zur Empfänglichkeit führen, nicht möglich war. Auch der Verfasser dieser Zeilen war anfänglich in wichtigen Punkten von irrigen Vorstellungen befangen und mußte sich erst durch seine eigenen Arbeiten eines besseren belehren lassen, ebenso wie sich auch die herrschenden Ansichten vielfach als unzutreffend erwiesen haben.

Die folgenden Untersuchungen befaßten sich mit den Krankheiten des Holzes und der Rinde der Bäume, die durch die sogenannten fakultativen Parasiten (*De Bary*) verursacht werden. Es sind das Pilze, die nicht aus lebenden Zellen ihre Nahrung holen (wie die „obligaten Parasiten“), sondern die Zellen erst abtöten, um dann die Substanz der getöteten Zellen aufzuzehren. Ein längeres Zusammenleben der Mycelien mit lebendem Gewebe der Wirtspflanze ist, soviel wir wissen, unmöglich, weil die Pilzausscheidungen wenigstens die zunächst liegenden Zellen sofort töten. Die Nahrung dieser Pilze muß nicht in den von ihnen abgetöteten Zellen bestehen, sie können sich auch von anderem toten Material ernähren, z. B. in der künstlichen Kultur von der Nährgelatine. Die meisten derselben dringen in der Regel an Wundstellen ein und heißen mit Bezug darauf „Wundparasiten“. Nur für solche Pilze gelten unsere Befunde, für diese aber allgemein.

Dazu gehören die weitaus meisten und praktisch wichtigsten forstschädlichen Pilze. Sie haben auch für den Obstbau und im Park große Bedeutung.

Es obliegt mir die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Professor Dr. von Tubeuf, zu danken für die Förderung

meiner Arbeit durch Gewährung der günstigsten Arbeitsbedingungen und Überlassung aller Hilfsmittel des Institutes.

## 1. Kapitel.

# Plan und Gang der Untersuchungen.

## 1. Frühere Arbeiten.

Wie oben ausgeführt, gilt als Kennzeichen des „fakultativen Parasitismus“ eines Pilzes, daß sein Mycel lebende Pflanzenzellen abtöten und sich von ihrer Substanz ernähren kann. Bei meinen Untersuchungen über die Lebensweise der Blaufäulepilze,<sup>1)</sup> die bis dahin als Bewohner toten Holzes, als „Saprophyten“ galten, wurde auch die Möglichkeit des fakultativen Parasitismus geprüft und demgemäß zunächst ihr Verhalten gegen lebende Zellen beobachtet. Das geschah durch Infektion frisch abgeschnittener, lebender Sproßteile der Kiefer. Es ließ sich mikroskopisch feststellen, daß die Mycelien in die lebenden Holzparenchymzellen eindringen und ihren Inhalt aufzehren. Es zeigte sich aber, daß auch außerdem noch eine wichtige Bedingung erfüllt sein muß, wenn ein vollkommener Parasitismus zustande kommen soll. Die Pilzfäden drangen nämlich an frisch abgeschnittenen, lebenden Sprossen nur wenige Millimeter weit ins Innere ein und kamen dann vollständig zum Stillstand. Die Ursache dieser plötzlichen Wachstums- hemmung wurde durch Infektionsversuche an einer großen Zahl lebender und toter Holzstücke ermittelt. Als Ergebnis dieser Versuche wurden folgende Tatsachen festgestellt, die nunmehr den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchung bilden (l. c. S. 322):

„Die Mycelien dieser Pilze können lebende Zellen . . . töten.

Im Innern lebensfrischen Splintholzes fehlt es den Mycelien dieser Pilze an Luft. Sie dringen deshalb nicht tief ins Innere solchen Holzes ein.

Verliert das im Winterzustand gefällte Kiefernholz etwa 10 bis 20% seines Gewichtes an Wasser, so dringt an dessen Stelle so viel Luft ins Holzinne ein, daß die Mycelien genug Sauerstoff zum raschen Durchwachsen des ganzen Splintes im Holze selbst vorfinden.

In relativ feuchtem Holz wächst das Mycel am raschesten in den älteren, luftreicheren Splintteilen.

Die Blaufäulepilze können auch im stehenden, lebenden Baum parasitisch werden, wenn der Baum genügend luftreich und wasserarm ist.“

<sup>1)</sup> Diese Zeitschrift 1908, Seite 32 ff. Die Blaufäulepilze sind Ascomyceten, deren Hyphen im Splint der Nadelhölzer leben und ihn durch ihre dunkle Farbe bläulich verfärben.



Demnach hat sich als ausschlaggebender Faktor für die Ermöglichung des Parasitismus im Holzinne dessen Luftgehalt erwiesen und da die Größe der Lufträume im Holz davon abhängt, wieviel flüssiges Wasser dasselbe enthält, so war im wechselnden Wasserreichtum der entscheidende Faktor dafür gefunden, ob das Gewebe immun oder empfänglich ist.

Die Idee, daß der Luftmangel die Ursache sei, die einen Pilz am Eindringen ins Holz hindere, war zuerst von v. Tubeuf<sup>1)</sup> gelegentlich seiner Untersuchungen über den Parasitismus des Hausschwammes ausgesprochen worden. Diese Annahme v. Tubeufs, kombiniert mit der Vorstellung, daß eine dem Pilz genügende Luftanreicherung durch mäßige, noch genug Feuchtigkeit belassende Abtrocknung erzielt werden könnte, bildet den Grundgedanken, von dem die genannten Untersuchungen über Blaufäule ausgingen und auf dem auch die folgenden Untersuchungen in der Hauptsache fußen.

Daß relative Trockenheit das Pilzwachstum begünstigen könnte, war auch von Aderhold<sup>2)</sup> geahnt worden. Aderhold hat aber dem Gedanken selbst kein großes Vertrauen geschenkt und hat die Idee nicht verfolgt.

## 2. Neue Laboratoriumsversuche.

Es war höchst wahrscheinlich, daß der für Blaufäule konstatierte Sachverhalt auch für andere Pilze mit ähnlicher Lebensweise und andere Holzarten ganz oder annähernd zutraf. Sollte sich das bestätigen, so war generell ein Faktor gefunden, dessen Kenntnis für das Verständnis der Empfänglichkeit (Disposition) und der Immunität der Holzpflanzen unerläßlich ist. Diese Bestätigung zu erbringen, in Detailfragen, die sich aufdrängten, Klarheit zu gewinnen, an einigen Beispielen zusammenzustellen, was durch frühere Forschungen an Tatsachen bekannt war, wie diese zu erklären versucht wurden und wie sie sich aus unseren Befunden erklären, war der Zweck der Arbeit.

Der Gang der Untersuchung war der folgende:

Für einen Blaufäulepilz, für den die Abhängigkeit vom Wassergehalt wenigstens in großen Umrissen schon durch die genannten Untersuchungen bewiesen ist, war ziffernmäßig festzustellen, bei welchem Luft- und Wassergehalt des Holzes das Wachstum des Pilzes sein Optimum und seine Grenzen hat. Diese Aufgabe ist in Kapitel III, 1, behandelt.

Dann wurde die Untersuchung auf eine größere Anzahl anderer Holz- und Rindenpilze ausgedehnt. In derselben Weise, wie es in meiner zitierten

<sup>1)</sup> Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskr. 2. Abteilung, VI. Band, 1902, Seite 133.

<sup>2)</sup> Arbeiten aus der biologischen Abteilung für Land- und Forstw. am Kaiserl. Gesundheitsamte, III. Band, IV. Heft, Seite 362, in vorliegender Abhandlung zitiert in Kapitel IV, 4.



Arbeit mit Blaufäulepilzen geschehen ist, wurden Holzstücke und Zweige verschiedener Holzarten auf verschiedenen Wassergehalt gebracht und infiziert. Die verwendeten Pilze waren teils als Parasiten schon bekannt, teils galten sie für harmlose saprophytische Bewohner toten Holzes.

Es bestätigte sich, daß ganz allgemein wassersattes Splintholz infolge seiner Luftarmut für holzzersekende Pilze gänzlich unzugänglich ist, und daß es nur bei einem gewissen Grad der Abtrocknung, also bei höherem Luftgehalt, durchwachsen wird. Die zum Pilzwachstum nötige Luftmenge, die für jeden Pilz verschieden ist, genau und ziffernmäßig festzustellen, war für's erste noch nicht geboten und wird Gegenstand weiterer Arbeiten sein.

Das Resultat, daß die Abhängigkeit des Mycelwachstums vom Luftgehalt des Substrates für Pilze dieser Gruppe so allgemein gültig ist, war keineswegs von vornherein als selbstverständlich vorauszusetzen. Es mußte mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß der eine oder andere Pilz Mittel hat, sich vom Luftgehalt des Substrates unabhängig zu machen und ohne Rücksicht auf dessen Sauerstoffgehalt einzudringen. Dazu waren zwei verschiedene Wege denkbar:

1. Es war möglich und mußte geprüft werden, daß manche Holzpilze Außenluft durch ihr Mycel ins Innere des Gewebes transportieren, ebenso wie sie ja auch Wasser und Baustoffe von innen nach außen leiten können. Gerade die für uns wichtigsten Pilze, die Hymenomyceten, beweisen durch ihre Wasserausscheidungen und die an der Substratoberfläche gebildeten, oft mehrere Kilogramm schweren Fruchtkörper, zu denen sie die Baustoffe aus dem Innern des Holzes heranschaffen müssen, daß sie zum Ferntransport von Stoffen hervorragend befähigt sind.

In der Tat lehrten die Untersuchungen, daß wenigstens einer der bearbeiteten Pilze, *Agaricus melleus*, befähigt ist, atmosphärischen Sauerstoff auf größere Entfernung weiterzuleiten und auch in luftfreies oder wenigstens sehr luftarmes Substrat einzudringen. Hierüber ist in Kap. III, 5, berichtet. Es ist dort auch wahrscheinlich gemacht, daß *Agaricus melleus* in dieser Beziehung eine einzige Ausnahme bildet.

2. Bekannt ist, daß sehr viele Organismen auch ohne freien Sauerstoff leben können. Typisch sind hiefür die anaeroben Bakterien, für die der Sauerstoff sogar giftig ist. Zwischen diesen und den aeroben Organismen gibt es allerlei Übergangsarten mit sehr geringem Sauerstoffbedarf — wie die Hefen —, deren Ernährung so aufgefaßt werden kann, daß sie sich einen Teil des zum Leben nötigen Sauerstoffes durch Zerspaltung des sauerstoffhaltigen Substrates verschaffen. Das was über die Ernährungsphysiologie der holzzersekenden Pilze seither bekannt ist, schließt nicht aus, daß es auch unter diesen Organismen solche mit halbaeroben Lebensweise gibt. Nun führt aber jedes Gewebe etwas Luft, schon deshalb, weil der Sauerstoff der Außenluft im Gewebewasser in Lösung gehen und auch ins Innere diffun-

dieren muß. Einem für Sauerstoff hinlänglich bedürfnislosen Pilz wäre daher jedes Gewebe zugänglich.

Daß diese Überlegung nicht ganz unbegründet war, lehren meine Versuche und Beobachtungen, über die in Kap. III, 5 berichtet ist. Ein sicherer Aufschluß war aber nur durch Infektion von Gewebeproben bekannten Luftgehaltes mit möglichst vielen Pilzarten zu erhalten, wie es im folgenden geschehen ist (Kap. III, 2—4).

### 3. Vergleich der Empfänglichkeit isolierter Sproßteile und lebender Gesamtpflanzen.

Die genannten Versuche wurden, wie erwähnt, alle zunächst nur an isolierten Sproßteilen (abgeschnittenen Zweigen, zersägten und zerspaltenen Stämmen) ausgeführt. Dabei wurde die Abhängigkeit des Pilzwachstums vom Wassergehalt festgestellt. Ich schloß hieraus, daß dasselbe Gesetz auch am lebenden Baum maßgebend ist.

#### a. Gemeinsame Eigenschaften.

Soll dieser Schluß berechtigt sein, so muß zunächst feststehen, daß auch die abgeschnittenen Holzproben während der Versuchsdauer als „lebend“ zu betrachten sind. Denn es geht nicht an, ohne weiteres totes und lebendes Gewebe in Vergleich zu setzen. In dieser Beziehung wurde schon in meiner Blausäurearbeit (Kap. III) kurz angedeutet, daß ein Sproß nach der Abtrennung vom Baum ebenso als lebend zu bezeichnen ist wie vorher. Durch die bloße Abtrennung vom Baum erleidet das Leben im Sproß zunächst keine Störung. Alles lebende Plasma bleibt am Leben, alle vom Leben abhängigen Vorgänge, Zellteilung, Wachstum, Stoffumsetzungen, Assimilation und Atmung können auch im abgeschnittenen Sproß, solange sonst keine Störung eintritt, weitergehen. In günstige Verhältnisse gebracht, kann sich ein einzelnes Sproßstück ja zu einer neuen Gesamtpflanze entwickeln, wie wir an der Stecklingskultur sehen.

Näher zu erwägen ist aber die nicht unwichtige Frage, wie lange das Leben im gefälltten Holz ohne Hinzutreten einer äußeren Todesursache anhält. Dies ist wohl von Fall zu Fall verschieden. Für die Kiefer wurde ein Versuch ausgeführt, indem an einem gefälltten Stamm, der nach der Fällung den Sommer über 4 Monate im Freien gelegen und dann noch „grün“, d. h. anscheinend lebend war, die Holzparenchymzellen auf Plasmolyse untersucht wurden. Die Zellen ergaben diese Lebensreaktion in Zuckerlösung aufs deutlichste. Auf Wasserzugabe ging die Plasmolyse wieder zurück. Einen weiteren Anhalt zur Beurteilung der Lebensdauer solcher Zellen geben uns die Mitteilungen Hartigs, der die von Raupen fahl gefressenen Kiefern und Nichten, die also dem gefälltten Zustand glichen, nach einem Jahr noch grün fand, soweit nicht andere Todesursachen, wie Frost und Hitze, dazu

getreten waren. Da unsere Versuche mit gefällttem Holz nur ausnahmsweise länger als ein Vierteljahr dauerten, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Holz- und Rindenproben während der ganzen Versuchsdauer am Leben waren.

Nach alledem kann man das Eindringen eines Pilzes in abgeschnittene frische Pflanzenteile ebensowohl als Parasitismus bezeichnen, wie den Befall einer Gesamtpflanze. Ich habe deshalb in meiner Blaufäulearbeit den Ausdruck „Parasitismus am gefälltten Holz“ angewendet.

Im Anschluß daran ist aber noch folgendes zu berücksichtigen:

Bei der Blaufäule ergab sich, daß zur Ermöglichung des besten Pilzwachstums das Kiefernholz mindestens 17 % seines normalen Wassergehaltes durch Vertrocknung abgeben muß, damit für die dem Pilz nötige Luftmenge von 42 % des Holzvolumens Platz geschaffen wird, und ähnlich liegt es auch bei mehreren andern Pilzen und Holzarten. Es entsteht die Frage, ob das Holz bei einer solchen Wasserverminderung überhaupt noch am Leben und nicht allein infolge des Wasserverlustes abgestorben ist. In diesem Falle läge bei den empfänglichen Stücken überhaupt kein Parasitismus vor und wenn tatsächlich lebende Bäume sich als pilzempfindlich zeigen, so müßte das andere Ursachen haben.

Man kann wohl annehmen, daß die Holzparenchymzellen erst dann durch Vertrocknen absterben, wenn alles flüssige Wasser aus den Leitungsbahnen verschwunden ist. Nun hatte aber das Kiefernholz bei dem kritischen Luftgehalt von 42 % noch 16 % des Holzvolumens flüssiges Wasser, abgesehen vom Imbibitionswasser der Zellwandungen. Die lebenden Zellen sind noch von flüssigem Wasser bespült und können also nicht vertrocknen.

Trotzdem war es erwünscht, durch Versuche zu bestätigen, daß die Abhängigkeit der Empfänglichkeit vom Luftgehalt auch in zweifellos lebenden Holzteilen vorliegt. Diese Bestätigung wurde durch Versuch Nr. 1—4 mit Pappelzweigen für zwei Pilze erbracht und so der Einwand entkräftet. Freilich gibt es Pilze, deren Sauerstoffbedürfnis so hoch ist, daß ihr nötiges Luftquantum nur bei sehr hohen Trockenheitsgraden, bei denen das Leben des Baumes durch Vertrocknen gefährdet wäre, im Holzinnern Platz hat. Dieser Gedanke ist im Anschluß an Versuch Nr. 5 weiter ausgeführt.

### b. Verschiedenheiten.

Obwohl demnach feststeht, daß die verwendeten Proben abgetrennten Holzes weder durch die bloße Abtrennung noch durch die Abtrocknung ihr Leben eingebüßt haben, also in dieser Beziehung dem Holz des stehenden Baumes verglichen werden können, konnte die Übertragung der im Laboratorium am gefälltten Holz festgestellten Gesetze auf den stehenden Baum nicht ohne weitere Bedenken geschehen. Denn im stehenden Baum ist



doch manches anders als im gefällten Holz, auch wenn dieses am Leben ist. Hauptsächlich sind folgende Bedenken zu berücksichtigen:

1. Wenn durch Abtrennen eines Sproßteiles sein Leben auch nicht erlischt, so könnte doch die Lebensenergie seiner Zellen herabgesetzt und dadurch seine Widerstandskraft gegen den Pilz geschwächt werden.

Dieser Einwand, dem ich anfänglich selbst Bedeutung beilegen zu müssen glaubte, bedarf eingehender Würdigung, da er der herrschenden Anschauung entspricht, daß die lebenden Zellen dem eindringenden Pilz einen aktiven Widerstand entgegensetzen, sei es durch Bildung von Gegengiften (Antifermenten) oder besonders gearteter Gewebe (Schutzholz) oder auf irgend eine andere Weise.

Diese Anschauung ist in mehreren Lehrbüchern und Abhandlungen ausgesprochen. Es sind lediglich Analogieschlüsse aus der animalischen Pathologie, die zu solchen Anschauungen führten, Beweise liegen nicht vor. Unter den Pathologen hat sich nur von Tuberuf dazu in Gegensatz gestellt.

Dieser Auffassung vom aktiven Widerstand der Zellen gegen den feindlichen Pilz ist nunmehr der Boden entzogen durch Experimente an Holzstücken, die durch Erhitzen abgetötet waren. Dabei erwiesen sich die toten Stücke bei hohem Wassergehalt genau so immun gegen Pilzangriffe und bei hohem Luftgehalt genau so empfänglich wie lebende Stücke. Diese Versuche sind nicht leicht, ich konnte sie deshalb bisher in vollem Umfang und mit Erfolg nur mit zwei Pilzen, dem Blaufäulepilz *Ceratostomella pini* und dem Erreger des Laubholzkrebesses, *Nectria ditissima* (Kap. III, 4) ausführen.

Ist aber der lebende Zustand der Zelle an sich bedeutungslos, so kann auch ein Unterschied in der Lebensenergie keinen Einfluß haben.

Es sei jedoch wiederholt betont, daß nur von Pilzen der in der Einleitung charakterisierten Gruppe der fakultativen Parasiten, nicht aber von den echten Parasiten, wie den Brand- und Rostpilzen, die Rede ist, mit denen ich keine Versuche gemacht habe. Sie haben höchst wahrscheinlich ganz andere Lebensbedingungen, ihr Dasein ist mit dem lebenden Zustand ihres Wirtes viel enger verknüpft und es ist sogar denkbar, daß sie im üppigsten Gewebe am besten gedeihen.

2. Eine wichtige Veränderung, die mit der Abtrennung des Sprosses vom Baum verbunden ist, und das Verhalten des Parasiten möglicherweise beeinflussen könnte, besteht in der Unterbrechung des Wasserstromes und der übrigen Stoffwanderungen.

Der isolierte Sproßteil gleicht also einem mit dem Baum verbundenen Sproß nur im Winterzustand des Baumes, wo der Wasserstrom ebenfalls ganz oder nahezu unterbrochen ist.

Ob das Wasser, mit dem der eindringende Pilz in Berührung kommt,

strömt oder stagniert, ist für das Gedeihen des Pilzes wahrscheinlich nicht gleichgültig. Es ist anzunehmen, daß das strömende Wasser einen Teil der eingeschlossenen Luft in Lösung bringt und in gelöstem Zustand in die Blätter und schließlich bei der Verdunstung aus dem Baume hinaus transportiert, und da der Sauerstoff in größeren Mengen löslich ist als Stickstoff, so wird die Binnenluft um so sauerstoffärmer und umso stickstoffreicher werden, je lebhafter die Strömung ist. Wächst z. B. der Blausäulepilz *Ceratostomella coerulea* im gefällten Holz am besten bei mindestens 42% Luftraum, so wird er, — wenn unsere Überlegung zutreffend ist —, im stehenden, von Wasser durchströmten Baum einen größeren Luftraum beanspruchen, vielleicht einen größeren, als ihm der Baum überhaupt zu bieten vermag, d. h. er wird im stehenden Baum zu Zeiten des Safsteigens überhaupt nicht vollkommen parasitär werden können, der Baum wäre also lediglich infolge der Wasserdurchströmung immun. Andere Pilze mit geringerem Luftbedürfnis, wie *Stereum purpureum*, die im gefällten Holz schon bei natürlichem Wassergehalt des Winterzustandes gedeihen können, würden hienach im lebenden Baum wenigstens im Sommer nur bei stärkerer, vielleicht gar nur bei abnormer Wasserverminderung und Luftanreicherung wachsen können.

Andererseits aber kann der strömende Zustand des Wassers auch die für den Pilz günstige Wirkung haben, daß es den eindringenden Pilzfäden gelösten Sauerstoff zuführt und die vom Pilz verbrauchte Luft abführt. Das würde den vorigen hemmenden Faktor wieder forriginieren.

Soviel steht jedoch fest, daß der Pilz auch in das wasserdurchströmte Holz nicht hineinwachsen kann, wenn nicht genug Sauerstoff zu seiner Vegetation darin ist. Fraglich ist nur, — um das wiederholt festzuhalten —, ob ein bestimmter Wassergehalt die gleiche Empfänglichkeit im stehenden wie im gefällten Holz verursacht.

Anders als experimentell ist diese Frage nicht zu lösen. Denn Überlegungen, wie die hier angestellten, können zwar die notwendigen Richtpunkte für die Untersuchung liefern, nicht aber das Experiment ersetzen, das allein eine Beurteilung der zusammenwirkenden Faktoren in ihrem Endergebnis ermöglicht. Diese Experimente sind etwa in der Weise zu führen, daß man einen stehenden lebenden Baum, dessen Empfänglichkeit durch die Tatsache einer um sich greifenden Pilzinvasion erwiesen ist, auf seinen Wasser- und Luftgehalt untersucht und diese Befunde mit den Verhältnissen an gefälltem, im Laboratorium auf bestimmte Feuchtigkeitsgrade gebracht und infiziertem Holz vergleicht. Zu diesen Arbeiten bin ich noch nicht gekommen, und meine Versuche, den Wassergehalt stehender Kiefern durch Abschneiden von Wurzeln und Einsägungen u. zu beeinflussen, haben zu einem vollem Erfolg noch nicht geführt.<sup>1)</sup> Doch habe ich durch andere Infektionsversuche in größerem Maßstabe, die

<sup>1)</sup> Natw. Zeitschr. für F. u. Landw., 1908, S. 297.

zum Teil zu anderen Zwecken unternommen wurden, schon so viel feststellen können, daß auch im stehenden Baum der Wassergehalt für die Empfänglichkeit entscheidend ist. Diese Versuche sind mit den exaktesten Infektionsmethoden an über 100 Bäumen mit Reinkulturen von mehr als 20 Pilzarten ausgeführt und werden seit über 2 Jahren beobachtet. Über die Erfolge wird später berichtet.

3. Nicht zu vernachlässigen ist der Einwand, daß außer der Wasserdurchströmung auch andere vom vegetativen Zustand der Pflanze abhängige Faktoren, wie gesteigerte Atmung, Assimilation, Stoffumsetzungen aller Art, das Gesetz der Abhängigkeit der Empfänglichkeit vom Wassergehalt störend beeinflussen.

Es könnte z. B. die bei gesteigerter Atmung in den Holzzellen gebildete Kohlensäure die Holzlust für den Pilz verschlechtern. Da solche Funktionen im stehenden Baum wohl lebhafter vor sich gehen als im gefällten Holz, wäre auch in dieser Hinsicht ein Unterschied möglich. Doch ist dem Einwand durch die erwähnten Parallelversuche an abgetöteten Holzstücken die Spitze genommen und außerdem haben die in Kap. III, 2 mitgeteilten Versuche Nr. 1—5 mit vegetierenden, belaubten und bewurzelten Zweigen diesen Gegenstand einigermaßen beleuchtet.

## 2. Kapitel.

### Untersuchungsmethoden.

Wie schon erörtert, wurden die folgenden Versuche über die Abhängigkeit der Pilzempfänglichkeit vom Luftgehalt erst in zweiter Linie an stehenden Bäumen, zunächst und vorwiegend aber an abgechnittenen Zweigen und einzelnen Holzstücken im Laboratorium ausgeführt. Dieser Versuchsgang hatte sich aus den früheren Versuchen, im Laboratorium an Holzstücken Blaufäulepilze zu erziehen und Blaufäule künstlich zu erzeugen, nach und nach entwickelt und hat sich schließlich als sehr fruchtbar, ja geradezu als eine Grundbedingung des Erfolges erwiesen. Denn die Methode ermöglicht es, den Schwerpunkt der Untersuchung ins Laboratorium zu verlegen, wo die Versuche fortgesetzt im Auge behalten und beeinflusst werden können und wo durch ständige Beobachtung immer wieder unerwartete Erscheinungen mit einer Fülle von Anregung zu Gesicht kommen. Man wird dabei mit den Lebensgewohnheiten der Pilze rascher und besser vertraut als durch das Studium im Freien. Die Infektion isolierter Holzstücke gestattet aber vor allem, einzelne Faktoren, die man eben studieren will, beliebig zu beeinflussen. An ganzen Bäumen in der Weise zu experimentieren, wie es diese Untersuchung erfordert, ist undurchführbar. Es wurde ja auch versucht, den Wasser- und Luftgehalt stehender Bäume zu verändern, z. B. durch Abschneiden von Wurzeln und Einsäugungen, auch ließe sich vielleicht etwas erreichen mit Topfpflanzen,



die man verschieden reichlich begießt. Man hat aber in solchen Fällen zu gewärtigen, daß entweder die ganze Pflanze vertrocknet oder daß der Eingriff wirkungslos bleibt, von andern Störungen nicht zu reden.

Den Parasitismus von Pilzen an einzelnen, abgetrennten Sproßstücken zu studieren ist nichts neues und auch von Andern schon lange angewendet worden, wenn auch nur in verhältnismäßig wenigen Fällen. Goethe<sup>1)</sup> und nach ihm Lapine<sup>2)</sup> operierte beim Apfelfkrebs mit Zweigen in Gläsern, Brefeld<sup>2)</sup> studierte das Eindringen der Rhizomorphen von *Agaricus melleus* an abgeschnittenen Fichtenwurzeln, von Tubeuf<sup>4)</sup> konstatierte an Zweigstücken die Immunität gegen den Hauschwamm. Wenn das Verfahren trotz seiner leicht erkennbaren Vorzüge seither nicht in größerem Umfang zur Feststellung des Parasitismus angewendet wurde, so lag das wohl an dem Bedenken, daß sich der Pilz in der Gesamtpflanze anders verhalten könne als im einzelnen Pflanzenteil. Wie weit dieser Einwand berechtigt ist, haben wir in Kap. 2 eingehend erörtert. Es ist vollkommen anzuerkennen, daß sich eine Untersuchung nicht ausschließlich auf solche Laboratoriumsversuche stützen darf. Der Einwand wurde auch stets im Auge behalten und ich glaube mit meinen Schlüssen, die aus diesen Versuchen gezogen wurden, nicht zu weit gegangen zu sein.<sup>5)</sup>

Eine andere, wichtige Frage methodischer Art ist die Wahl eines zuverlässigen Infektionsverfahrens. Es ist klar, daß wir Immunität und Empfänglichkeit einer Pflanze nur dann feststellen können, wenn alle übrigen Krankheitsfaktoren unzweifelhaft gegeben waren; sonst liegt eine unlösbare Gleichung mit mehreren Unbekannten vor. Zumeist pflegt man eine Infektion mit Sporen oder auch mit kleinen Teilen einer erkrankten Pflanze auszuführen, die man in künstliche Wundstellen einimpft. Fällt dann der Versuch negativ aus, so steht man vor der Ungewißheit, ob — bei Sporeninfektion — auch die Sporen gekeimt sind, oder ob die Beschaffenheit der Pflanze das Eindringen des Pilzes verhindert hat. Auch Infektionen mit pilzbefallenen Holzteilen sind unsicher. Sie setzen voraus, daß der Pilz aus dem eingeimpften Holz herauswächst, was durchaus nicht immer eintritt. Auch können sich dabei Schimmelpilze entwickeln, die den Parasiten nicht aufkommen lassen und schließlich können mit dem Versuchspilz fremde Parasiten eingeimpft werden. Angesichts dessen schreibt Hartig<sup>6)</sup> mit Recht:

<sup>1)</sup> Goethe, Weitere Mitteilungen über den Krebs der Apfelbäume in Landw. Jahrb. 1880.

<sup>2)</sup> Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, Bd. III, S. 150.

<sup>3)</sup> Lapine, Landw. Jahrb. 1892, S. 937.

<sup>4)</sup> Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankh. 2. Abtlg. IX. Bd. 1902. S. 133.

<sup>5)</sup> Nachdem wir durch die vorliegende Untersuchung die Bedingungen kennen, unter denen die Pilze ihr volles Gedeihen im Holz finden, wird die Kultur auf lebenden Sprossen auch für systematische und morphologische Pilzuntersuchungen anwendbar sein.

<sup>6)</sup> R. Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 2. Aufl. S. 19.

„Es wäre unrichtig, wenn man die Frage, ob ein Pilz parasitär sei oder nicht, nach dem Mißlingen eines oder weniger Infektionsversuche beantworten wollte. Man denke nur daran, von wie zahlreichen Faktoren das Gelingen einer Saat oder Pflanzung bei unseren Waldbäumen abhängt, deren Lebensbedingungen uns doch einigermaßen bekannt sind. In der Regel wissen wir von den zu untersuchenden Pilzen aber fast noch nichts; wir kennen nicht die äußeren Bedingungen der Keimung, wissen oft kaum, ob die Sporen schon reif, ob sie zu feucht oder zu trocken gebettet sind, ob ihnen genügender Sauerstoff zugeführt wird, ob die Jahreszeit die richtige zur Ausfaat war . . .“

Wenn man sich heute noch über die einfachsten Tatsachen bezüglich der Disposition und Immunität unklar ist, so ist das nicht zum geringsten Teil der Unsicherheit der Infektionsmethoden zuzuschreiben. Es könnte sonst aus den früheren Infektionsversuchen weit mehr herausgelesen werden, als die Autoren wagen durften.

Man war daher bestrebt, diese Unsicherheiten der Infektion möglichst auszuschließen und ist mit dem Fortschritt der Pilzkulturtechnik vielfach zur Einimpfung von Reinkulturen übergegangen. Bei der vorliegenden Arbeit wurden fast alle Infektionen schließlich nur noch mit jungen Mycelien ausgeführt, die in Reinkultur erzogen waren. Solche Infektionen ergaben auch in keinem Fall einen Mißerfolg oder unsichere Resultate. Mit Sporen wurde nur dann infiziert, wenn die Keimfähigkeit außer Zweifel stand und ein Ausbleiben der Keimung an andern Anzeichen kontrolliert werden konnte.

Um die zur Infektion nötigen zahlreichen Reinkulturen rasch und sicher herzustellen zu können, habe ich längere Zeit darauf verwendet, die Methoden der Reinkultur zu verbessern und zu vereinfachen. Meine Erfahrungen, die sich auf mehr als 40 Pilze erstrecken, führten zu folgender Methode, die wohl nicht weiter vereinfacht werden kann und auch an Sicherheit andere Methoden übertrifft. Sie ist anwendbar auf alle Pilze, die ihre Sporen vom Fruchtkörper aktiv ausschleudern und in die Luft verstäuben, also alle Hymenomyцeten und die meisten Ascomyceten. Das Verfahren beruht auf der bekannten Tatsache, daß die von einem solchen Fruchtkörper abfallenden Sporen von fremden Verunreinigungen frei zu sein pflegen, vorausgesetzt, daß dem Fruchtkörper keine groben Verunreinigungen anhaften. Es schadet nichts, wenn an dem Fruchtkörper fremde Pilzsporen kleben; solche werden wohl niemals fehlen. Sie haben aber ein so geringes Eigengewicht, daß sie durch bloße Adhäsion an der stets etwas feuchten Pilzoberfläche hängen bleiben, während die an den Basidien oder in den Schläuchen gebildeten Sporen, durch einen eigenen Mechanismus abgeschleudert werden. Die ganze Art, wie sie gebildet und abgeworfen werden, ist darauf eingerichtet, daß sie sich vom Fruchtkörper entfernen. Man ist deshalb mehrfach dazu übergegangen, die Sporen direkt auf das sterilisierte Nährinbstrat fallen zu lassen, in der Weise, daß man den Fruchtkörper auf ein Gestell, eine Leiter oder ein Sieb

bringt und die Schale oder Glasplatte mit der Nährlösung unterschiebt.<sup>1)</sup> Im Anschluß daran habe ich eine kleine Vorrichtung erprobt, die es ermöglicht, den Fruchtkörper so über das Substrat zu bringen und wieder wegzunehmen, daß bei dieser Manipulation Luftinfektionen so gut wie vollständig ausgeschlossen sind.

Ein rundes, etwa 7 cm großes Drahtsieb, dessen Rand zweckmäßig etwas nach oben gebogen ist, wird auf der Unterseite mit einem dicken Tuch oder am besten einem Stück Samt überzogen, in dessen Mitte ein rundes, etwa 2 cm großes Loch geschnitten ist. Auf das Sieb wird der Fruchtkörper (eventuell nach Abschneiden seines Stieles) mit dem Hymenium nach unten gelegt und mit den freien Zipseln des Tuches überdeckt. Sieb und Tuch müssen feucht sein. Dieser Apparat wird auf einen das sterilisierte Nährsubstrat enthaltenden Erlenmeyerkolben gelegt, so daß das Loch in die Mitte der Kolbenöffnung kommt. Zuvor muß die Mündung des Kolbens mit dem Wattepfropfen flambiert sein. Zwischen dem Abnehmen des Wattepfropfens und dem Aufsetzen des Apparates soll möglichst wenig Zeit vergehen. Es ist nicht schwer, diese Zeit auf weniger als 1 Sekunde zu verkürzen. Nach einigen Minuten, bei reichlich abwerfenden Fruchtkörpern schon nach einigen Sekunden, wird der Apparat wieder abgenommen und der vorher flambierte Pfropf wieder ebenso rasch eingesetzt. Die Flasche war also nur 1 bis 2 Sekunden der freien Luft ausgesetzt. Die Wahrscheinlichkeit einer Luftinfektion ist denkbar gering, jedenfalls weit geringer als bei jedem andern Verfahren. Will man auch diese sehr geringe Möglichkeit vermeiden, so nehme man das Ganze im aufsteigenden Dampfstrom, also über einem Topf mit kochendem Wasser vor.

Von dem feuchten Sieb und Tuch fallen erfahrungsgemäß fremde Sporen niemals ab, da sie an der feuchten Oberfläche fest haften. Sterilisation dieser Gegenstände wäre deshalb zwecklos, könnte aber leicht geschehen durch Eintauchen in Alkohol.

Die Vorteile des Verfahrens beruhen darauf, daß ein pilzfreies Laboratorium oder ein Impfstaben entbehrlich wird, daß keine Geschicklichkeit und Erfahrung erforderlich ist und daß die Sporen möglichst frisch und keimkräftig in die günstigsten Keimungsbedingungen gelangen und sich ohne Überimpfung auf ihrem definitiven Substrat, vor nachträglicher Infektion durch den Wattepfropf absolut geschützt, zu Massenkulturen entwickeln können.

Ein Nachteil besteht darin, daß die Keimung der Sporen nicht so leicht und nicht dauernd mikroskopisch verfolgt werden kann und daß morphologische Studien am Mycel, wie die Beobachtung von Schnallen und Nebenfruchtkörpern, etwas erschwert sind.

Es empfiehlt sich deshalb, gleichzeitig auch in Petrischalen Kulturen

<sup>1)</sup> z. B. Mez, der Hauschwamm, S. 228.



auf ähnliche Weise herzustellen. Auch hier werden mit der gleichen Vorrichtung, die nur der Weite der Petrischale entsprechend breiter sein muß, gute Resultate erzielt, wenn auch die Petrischale nie einen so sicheren Schutz gegen nachträgliche Verunreinigung gewährt, wie der mit Watte verschlossene Erlenmeyerkolben.

Der Fortschritt des Verfahrens andern Methoden gegenüber mag unbedeutend erscheinen, es hat sich aber jedenfalls als außerordentlich förderlich erwiesen und hat es ermöglicht, Reinkulturen ohne erheblichen Aufwand an Zeit und Arbeit in beliebiger Zahl herzustellen.

Als Nährsubstrat für die Massenkultur verwendete ich in der Regel durch Rosten sterilisiertes Brot, nachträglich mit sterilem Wasser angefeuchtet. In diesem porösen Material keimen und wachsen fast alle untersuchten Pilze vorzüglich. Das Brot schon vor dem Sterilisieren anzufeuchten, ist nicht rätlich, weil es sich dann beim Erhitzen verkleistert und einen schlechten Nährboden abgibt. Brefeld,<sup>1)</sup> von dem die Verwendung des Brotes zur Pilzkultur übernommen ist, sterilisiert das angefeuchtete Brot durch dreimaliges Erhitzen auf 60°, was bedeutend zeitraubender ist.

Das mit Sporen bestreute Brot ist gewöhnlich nach 14 Tagen schon ganz mit Mycel durchwachsen und zur Infektion geeignet. Die Kultur bleibt dann mehrere Monate lang infektionstüchtig, in einigen Fällen lebte das Mycel selbst nach einem Jahr noch und trieb Fruchtkörper.

Das Beimpfen der abgeschnittenen Zweige geschah in der Weise, daß in der Nähe des oberen Endes eine Kerbe eingeschnitten und diese mit mycelhaltigem Brot belegt wurde. Die Zweige wurden dann in ein Glas gestellt, das dicht verschlossen und, wenn Feuchtigkeitsschwankungen vollständig verhütet werden sollten, mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet wurde. Meist schon nach einem Tag bedeckte sich das aufgeimpfte Brotstückchen mit frischem Luftmycel, das bald auf das Holz übergriff und auch eindrang, wenn der Zweig empfänglich war. Drang dieses Mycel nicht ein, so war mit Sicherheit Immunität konstatiert. Der Befall des Holzes äußerte sich zunächst nur in einem von der Infektionskerbe ausgehenden, genau längs verlaufenden braunen Streifen, dessen Länge an Kerbschnitten festzustellen war. Aus solchen Kerbschnitten wächst dann im feuchten Raum sofort, zumeist schon über Nacht, ein unverkennbares, weißes Mycel heraus. Dieses aus einer gebräunten Stelle ausbrechende Luftmycel ist das sicherste Kriterium des Pilzbefalles und in der Regel als maßgebend zu erachten. Diese Luftmycelprobe ist zuverlässiger als die mikroskopische Prüfung, die zudem nur dann zulässig ist, wenn es angeht, den Versuch abubrechen und die Holzprobe zu zerstückeln.

Die Infektionsstellen bleiben stets längere Zeit frei von den gewöhnlichen

<sup>1)</sup> Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, 14. Band, Die Kultur der Pilze.

Schimmelpilzen. Wasserreiche Zweige sind an glatten Schnittflächen überhaupt nicht angreifbar für solche Pilze.

Infektionen an stehenden Bäumen im Freien wurden schließlich nur noch mit allen Maßregeln zum Ausschluß fremder Pilzkeime ausgeführt. Die Verfahren, die man für solche Operationen gewöhnlich beschrieben findet, erwiesen sich für meine Zwecke nicht immer als ausreichend. Anfänglich infizierte ich in der im Lehrbuch von Hartig angegebenen Weise, wonach mit dem Preßlerschen Zuwachsbohrer radiale Bohrlöcher hergestellt werden, in welche der einzupfende Pilz eingebracht wird. Nach mehrfachen Versuchen und Mißerfolgen wurde das Verfahren etwas abgeändert, bis schließlich folgende Arbeitsanordnung festgehalten wurde.

Außer dem Versuchsleiter sind zwei Arbeiter notwendig. Der erste trägt einen Blechtopf mit absolutem Alkohol, eine Flasche mit starkem Sublimat und eine Bürste. Der zweite führt einen großen Zentralbohrer (sog. Brustbohrer), mit welchem 10 cm lange, 7 mm weite Löcher in etwa einer Minute hergestellt werden können. Der Versuchsleiter trägt den Erlemeyerkolben mit der Reinkultur, eine Pinzette, eine Impflanzette, ferner ein mit Watte verschlossenes Reagenzrohr mit Korkpfropfen, das im Ganzen durch Erhitzen sterilisiert ist. Nun wird vom zweiten Arbeiter an der zu infizierenden Stelle die Borke oder Korkschicht mit einem Messer entfernt und die Stelle vom ersten mit Sublimat abgebürstet. Der zweite Arbeiter taucht dann den Bohrer in die Sublimatlösung, spült ihn hierauf im Alkohol ab und bohrt das Loch. Luftinfektionen sind während des Bohrens durch die herausquellenden Bohrspäne unmöglich gemacht. Der Versuchsleiter nimmt dann mit der vorher in Alkohol sterilisierten Lanzette eine Probe der Reinkultur aus dem Glas, führt sie rasch in das Bohrloch ein und verschließt es mit einem sterilisierten Kork, den er mit der gleichfalls sterilisierten Pinzette dem Reagenzglas entnimmt. Der Wattepfropf des Reagenzglases, sowie des Erlemeyerkolbens muß vorher mit Alkohol angefeuchtet sein, um zu verhindern, daß fremde Pilzsporen, die dem Pfropf äußerlich stets anhaften, umherfliegen und den Glasinhalt beim öffnen verunreinigen. Ist der Kork eingeführt, so wird die ganze Stelle erst mit Sublimat, dann mit Raupenleim dick überstrichen.

Nach meiner Erfahrung ist keiner der angegebenen Handgriffe entbehrlich, das ganze aber auch genügend um den Infektionserfolg sicher zu stellen und fremde Keime auszuschließen. Denn in derselben Weise hergestellte Bohrlöcher ohne künstliche Infektion bleiben in der Tat pilzfrei.

Die Operation ist rascher ausgeführt als beschrieben, man könnte im Tag wohl 100 Bäume in der Weise infizieren.

Gegen die Verwendung von Reinkulturen zu Infektionszwecken besteht vorläufig nur das eine Bedenken, daß die Pilze in der künstlichen Kultur vielleicht ihre Virulenz verändern könnten, wie es für pathogene Bakterien

längst feststeht. Über solche Virulenzverschiedenheiten ist im Pilzreich noch nichts Sicheres bekannt geworden. Wir haben zur Zeit keinen Anlaß, eine Beeinflussung der Infektionstüchtigkeit durch die Kulturbedingungen anzunehmen, doch empfiehlt es sich, dieser Frage nachzugehen.

### 3. Kapitel.

## Laboratoriumsversuche.

### 1. Ziffermäßige Bestimmung des Luft- und Wasserbedarfs eines Pilzes.

Bei meinen Untersuchungen über das Luftbedürfnis der Blaufäulepilze im Kiefernholz<sup>1)</sup> war ich in der Weise vorgegangen, daß ich verschiedene Holzklöße von derselben Kiefernart pflanze teils in ihrem vollen Wassergehalt, teils mehr oder weniger abgetrocknet mit Blaufäulepilzen infizierte. Dadurch fand ich, daß der Pilz von den Querschnittsflächen aus in die Stücke mit unvermindertem Wassergehalt nur wenige mm weit eindrang und dann infolge Luftmangel zum Stillstand kam. „Aber schon ein Wasserverlust von 5 % ermöglichte ein erheblich rascheres Vordringen. Ein Wasserverlust von 10 % genügte in mehreren Fällen, namentlich bei den stärkeren, ursprünglich schon wasserärmeren Stücken, um eine vollständige Blaufärbung zu erreichen, wenn auch deren Fortschritt außen, im jüngeren, feuchteren Holz deutlich gehemmt war und in der beschriebenen Halbmondform erfolgte. Bei 15 % Wasserverlust war von solchen Hemmungen in der Regel wenig mehr zu beobachten. Der Halbmond beschränkte sich auf wenige der äußersten Jahrringe oder fehlte ganz. Das Mycel schritt gleichmäßig in der Längsrichtung vor . . . Fast ebenso rasch schritt das Blauwerden vor in den noch weiter abgetrockneten Proben.“ . . . „Es war beabsichtigt, das Verhältnis des Luftraumes und des flüssigen Wassers im Holz zu bestimmen, bei dem das Mycelwachstum seine Grenzen und sein Optimum hat. Diese Arbeit muß ich mir jedoch auf später versparen.“

Diese im Schlusssatz gestellte Aufgabe ist nunmehr im folgenden gelöst und zwar für *Ceratostomella coerulea*, welcher Pilz neben *Ceratostomella pini*, mit welchem die zitierten Befunde erzielt wurden, der wichtigste Blaufäulepilz der Kiefer ist.

Der Versuch wurde am 27. Februar 1908 begonnen. Eine etwa 35 jährige, gesunde, vollbefronte Kiefernstange wurde tags zuvor gefällt, in der Rinde ins Laboratorium gebracht, geschält und der mittlere Stammteil, der 22 bis 26 Jahrringe zählte in 12 je 10 cm hohe Klöße zerschnitten, von diesen wurde sofort mit Xylometer das Volumen, dann das Gewicht bestimmt (Spalte b und c der Tabelle 1, Seite 19). Dann wurden drei Stücke einige Zeit unter Wasser getaucht, die übrigen 1 bis 3 Tage abtrocknen gelassen. Nach dem anfeuchten

<sup>1)</sup> Natw. Zeitschr. f. F. u. Landw., 1908, S. 40.



oder abtrocknen wurden sämtliche Stücke wiederum gewogen (Spalte d) und in verschlossene Gläser gestellt. Am 3. März wurden sämtliche Hölzer mit Konidien von *Ceratostomella coerulea* infiziert. Die Temperatur, bei der die Kulturen gehalten wurden, betrug etwa 14 bis 18°. Am 13. Mai, also nach 6 Wochen, wurden die Hölzer in der Mitte durchgespalten, bei 90 bis 100° vollkommen trocken gemacht und abermals gewogen. (Spalte e). Mit diesen Angaben und den von Sachs und R. Hartig festgestellten Tatsachen, daß das spezifische Gewicht der Holzsubstanz 1,56 beträgt und daß die Holzsubstanz 55% ihres Volumens an Imbibitionswasser aufnimmt, kann nach dem Verfahren von R. Hartig<sup>1)</sup> berechnet werden, wie groß das Quantum an flüssigem Wasser und an luftgefüllten Hohlräumen während der Infektionszeit war. Der Gang dieser Berechnung und die Anordnung der Tabelle I, in welcher diese Berechnung durchgeführt ist, sei hier an einem Beispiel erläutert.

Ein 100 ccm großer Holzteil der Holzprobe Nr. 1 wog am Baum und in frischgefälltem Zustand 88 g (Spalte f), nach dem Anfeuchten und dann während der ganzen Versuchszeit, solange das Stück der Pilzeinwirkung ausgesetzt war, 100 g (Spalte g). Das Holz hatte also durch Wasseraufnahme um 12 g zugenommen (h). Das absolute Trockengewicht, das ist das Gewicht der wasserfreien Holzsubstanz, betrug 41 g (i), die Holzsubstanz nahm deshalb bei einem spezifischen Gewicht von 1,56 einen Raum von  $41 : 1,56 = 26$  ccm (k) ein. Während der Pilzeinwirkung hatte der Wassergehalt  $100 - 41 = 59$  g oder ccm betragen (l). Von Holz und Wasser war also ein Raum von  $59 + 26 = 85$  ccm eingenommen, der Rest, nämlich  $100 - 85 = 15$  ccm war von Luft erfüllt (m). Die ermittelten 59 ccm Wasser sind teils von der Holzsubstanz aufgesaugt (Imbibitionswasser), teils erfüllen sie in flüssiger Form einen Teil der Hohlräume des Holzes. Das Imbibitionswasser beträgt, wie erwähnt, nach R. Hartig 55% des Holzvolumens, also hier  $26 \times 0,55 = 14$  ccm (n), der Rest des Wassers,  $59 - 14 = 45$  ccm ist flüssig (p).

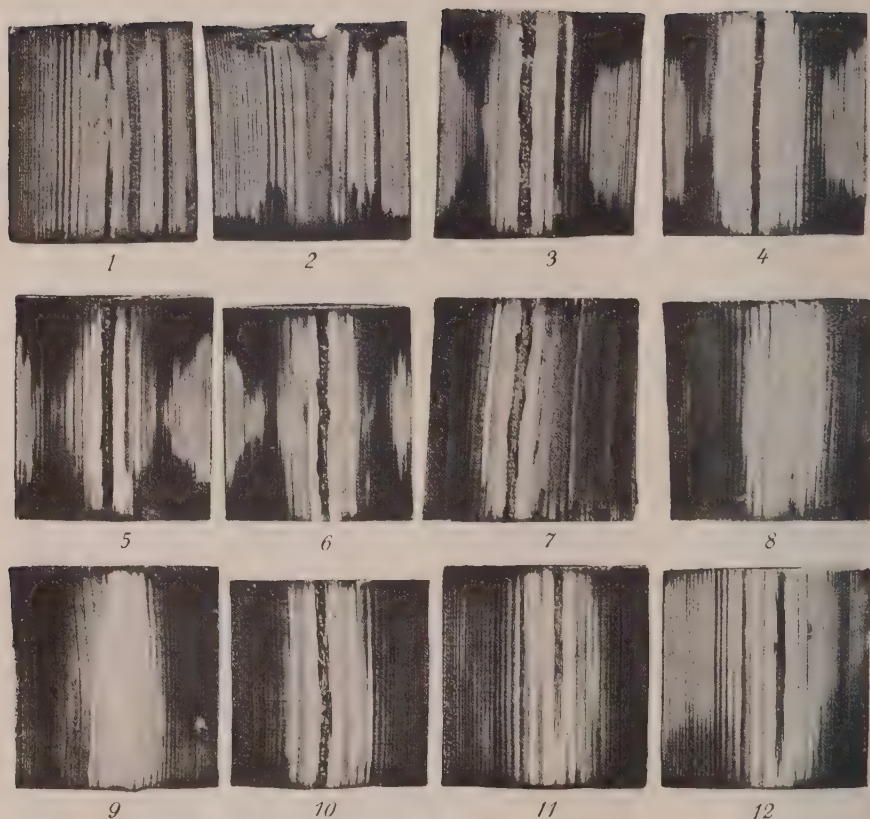
Uns interessiert vor allem der Gehalt des Holzes an Luft (m) und an flüssigem Wasser (p). Fig. 1, in der die aufgespaltenen Holzstücke photographisch und ohne Retouche<sup>2)</sup> wiedergegeben sind, zeigt, wie diese beiden Faktoren das Mycelwachstum beeinflussen haben. Die innersten, ältesten 3 bis 5 Jahrringe sind in allen Stücken pilzfrei geblieben, weil sie schon der Verkerung nahe und frei von Zellinhaltsstoffen waren, die dem Pilz allein zur Nahrung dienen können. Im übrigen ist deutlich zu sehen, daß Wasser- und Luftgehalt über die Möglichkeit und die Geschwindigkeit des Mycelwachstums entscheiden.

<sup>1)</sup> R. Hartig, Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut in München 11, Berlin 1882, S. 9 ff.

<sup>2)</sup> Bei Probe Nr. 11 ist ein technischer Fehler korrigiert.

Tabelle 1. Berechnungen zum Versuch mit Ablaufsäule.

a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l	m	n	o	p
Nr. der Gold- probe	Die ganze Goldprobe hat				100 cem des frischen Goldes haben									
	Größtvolumen cem	Ursprüngliches Größtgewicht g	Gewicht beim Slaumerden g	Abso- lutes Trocken- gewicht (Erganzt Eublaus)	Ursprüngliches Gewicht g	Gewicht während des Slaum- erdens g	be- Differenz g	Abso- lutes Trocken- gewicht (Erganzt Eublaus)	Volumen der trockenen organischen Substanz (i : 1,56)	Asche- gehalt (g-i) während des Slaumerdens g-cem	Zufuhr an (100 - (k+l)) cem	Ambi- tions- wasser (i x 0,55) g-cem	Volumen der im- bibierten Substanz (k+n) cem	flüssiges Wasser (1-n) g-cem
1	616	541	614	256	88	100	-12	41	26	59	15	14	40	45
2	543	472	499	228	87	92	-5	42	27	50	23	15	42	35
3	721	635	639	304	88	89	-1	42	27	47	26	15	42	82
4	697	598	538	287	86	79	7	41	26	38	36	14	40	24
5	650	565	499	269	87	77	10	41	26	36	38	14	40	22
6	617	541	463	259	88	75	13	42	27	33	40	15	42	18
7	663	596	484	281	90	73	17	42	27	31	42	15	42	16
8	718	624	491	301	87	68	19	42	27	26	47	15	42	11
9	664	584	403	283	88	61	27	42	27	19	54	15	42	4
10	622	538	374	252	87	60	27	41	26	19	55	14	40	5
11	633	557	355	268	88	56	32	42	27	14	59	15	42	1
12	683	589	371	257	84	51	34	42	27	12	61	15	42	3



Nr. 1 Luft 15 % Wasser 45 %	Nr. 2 Luft 23 % Wasser 35 %	Nr. 3 Luft 26 % Wasser 32 %	Nr. 4 Luft 36 % Wasser 24 %
Nr. 5 Luft 38 % Wasser 22 %	Nr. 6 Luft 40 % Wasser 18 %	Nr. 7 Luft 42 % Wasser 16 %	Nr. 8 Luft 47 % Wasser 11 %
Nr. 9 Luft 54 % Wasser 4 %	Nr. 10 Luft 55 % Wasser 5 %	Nr. 11 Luft 59 % Wasser 1 %	Nr. 12 Luft 61 % Wasser 3 %

Fig. 1. Myzelwachstum von *Ceratostomella coerulea* in Holzproben von zunehmendem Luftgehalt und abnehmendem Wassergehalt, wie aus der Tabelle zu ersehen ist.



Nr. 1, mit dem geringsten Luftgehalt von nur 15 % des Holzvolumens ist vollkommen pilzfrei geblieben. Bei Nr. 2 mit 23 % Luftraum ist das dunkle Mycel von den Quersflächen aus einige mm weit eingedrungen und dann wegen Luftmangels zum Stillstand gekommen. An den folgenden Proben 3—6 ist zu erkennen, wie das Mycel im äußeren Splint, der bekanntlich die Wasserleitung zum größten Teil besorgt und deshalb sehr wasserreich und luftarm ist, aus Luftmangel sehr gehemmt war, während es im inneren, luftreicheren Splint ungehindert eindringen konnte. Es kommt so die in meiner Blaufäulearbeit beschriebene Halbmondform des pilzfreien Holzes zustande, die das Bild des Längsschnittes einer spulenartigen Figur ist. Der Halbmond ist um so kleiner und umsomehr auf die jüngsten, luftärmsten Jahrringe beschränkt, je trockener und luftreicher das Holz im ganzen war. In Probe Nr. 7 ist bei einem Luftgehalt von 42 % jedes Hemmnis für den Pilz geschwunden, das Mycel ist anstandslos durch den ganzen Holzkörper gewachsen, ebenso in den folgenden, noch luftreicheren Stücken Nr. 8—11. Nr. 11 steht eben auf der Grenze, wo jedes flüssige Wasser aus den Zelllumina geschwunden ist. Es fehlt hier nach der Rechnung 1 % zur Sättigung der Zellwandungen mit Imbibitionswasser, was wohl auf Konto der inneren, ursprünglich schon trockneren Jahrringe zu setzen ist. Daß ein weiteres Austrocknen das Mycelwachstum infolge Wassermangels unmöglich macht, zeigt Probe Nr. 12. Hier fehlen zur Sättigung der Zellwandungen mit Imbibitionswasser 3 % des Gesamtgewichtes an Wasser. Das Mycel ist deshalb in diesem Stück nur im unteren Drittel gewachsen, wo die Austrocknung durch die Unterlage etwas gehemmt war, während der obere, trockenere Teil vollständig pilzfrei geblieben ist.

Auch die in der mehrfach zitierten Blaufäulearbeit konstatierte Tatiache, daß die durch das Mycel verursachte Dunkelfärbung mit abnehmendem Wasser-gehalt (wie es während des Pilzwachstums bestand) an Intensität verliert, ist in der Abbildung zum Ausdruck gekommen, wenn auch nicht mit voller Deutlichkeit.

Die ermittelten Werte beziehen sich auf die gesamten Holzproben einschließlich des für das Pilzwachstum nicht in Betracht kommenden, inneren, trockneren, in der Verfernung begriffenen Holzes, umfassen also Holzteile von verschiedenem Trockenheitsgrad und Luftreichtum. Die Abhängigkeit des Mycelwachstums vom Wasser- und Luftgehalt wäre noch prägnanter zum Ausdruck gekommen, wenn die Verhältnisse für schmale Splintzonen mit annähernd gleichem Wasser- und Luftgehalt getrennt ermittelt worden wären. Ein darauf gerichteter Versuch konnte leider nicht zu Ende geführt werden. Die vorstehenden Angaben beziehen sich also nur auf etwa 22—26jähriges Splintholz als Ganzes. Für stärkere, im ganzen luftreichere Proben und für schwächere, jüngere Sproßteile aus der oberen Baumregion ist das Ergebnis deshalb entsprechend zu modifizieren. Mit dieser Einschränkung kann das Resultat

des Versuches in folgendem zusammengefaßt werden, wobei auch die Angaben in Spalte h, die den Grad der Abtrocknung oder Anfeuchtung gegenüber dem frisch gefällten Holz im Winterzustand (Ende Februar) bezeichnen, berücksichtigt sind:

Kiefern Splintholz ist vollkommen immun gegen *Cerastomella coerulea*, wenn der Lustraum nur 15 % vom Volumen des frischen Holzes einnimmt. Dieser Zustand wird erreicht durch Wasserzufuhr von 12 % des Holzgewichtes zum Holz im Winterzustand. Bei Abtrocknung des Holzes im Winterzustand um mindestens 17 %, wobei sich der Lustraum auf 42 % des Holzvolumens erhöht, ist das Pilzwachstum optimal. Flüssiges Wasser im Holz ist für das Mycel nicht notwendig, der Pilz gedeiht noch, wenn nur die Zellwandungen mit Wasser imbibiert sind. Schwindet aber auch ein Teil des Imbibitionswassers, so wird das Pilzwachstum wegen Wassermangels unmöglich.

Es hat sich also alles, was aus meinen früheren Versuchen mit *Cerastomella pini* gefolgert worden war, mit unwesentlichen Differenzen auch für *Cerastomella coerulea* als zutreffend erwiesen.

Die nächste hieran anschließende Aufgabe wird sein, nachzuweisen, ob in der Natur Fälle vorkommen, in denen der Luftgehalt des Splintes in lebenden Bäumen auf ungefähr 42 % des Holzvolumens steigt, sei es infolge normaler Wasservorratsschwankungen oder bei abnorm ungünstiger Wasserversorgung. Das ließe sich leicht und einfach durch Bestimmung des spezifischen Frischgewichtes herausgespaltener Holzproben, das unter dieser Bedingung rund 0,70 beträgt (Spalte g), ermitteln. Aller Voraussicht nach wären solche Bäume vollkommen empfänglich für Blaufäule, und eine Infektion, die sehr leicht auszuführen ist, wäre sehr wahrscheinlich erfolgreich.

## 2. Infektionen isolierter Laubholzweige im Vegetationszustand.

Die Versuche dieses Abschnittes verfolgten und erreichten in erster Linie den in Kap. 2, S. 61 skizzierten Zweck: Sie sollten die Abhängigkeit der Empfänglichkeit vom Wasser- und Luftgehalt darum an zweifellos lebenden Zweigen im Vegetationszustand. Denn an den für die vorigen Versuche verwendeten Kiefernholzstücken stand keine sichere und leicht anwendbare Probe zu Gebote, um zu konstatieren, ob wir es mit lebendem oder totem Material zu tun hatten. Deshalb mußte der Versuch ausgedehnt werden auf Sprosse von Holzarten, die durch deutliche Lebensäußerungen jederzeit verrieten, ob sie am Leben oder tot waren.

Sehr geeignet waren hiezu wegen ihrer hohen Reproduktionskraft Pappelzweige. Im Winter abge schnitten und frei ins geheizte Zimmer gelegt ent-

falteten sie ihre Knospen, im feuchten Raum oder in Wasser stehend trieben sie Kallusbildungen aus Kambium und Markkronen und neue Wurzeln, aus den Lentizellen quoll Aerenchym<sup>1)</sup> hervor und in den Gefäßen bildeten sich Thyllen, lauter untrügliche Zeichen des vorhandenen Lebens aller lebensfähigen Zellen. In meinen Versuchen erfolgten diese Neubildungen auch, wenn schon ganz erhebliche Wasserverluste eingetreten waren und das Gewebe infolge von Luftanreicherung für die Pilze zugänglich geworden war. Der Zweck der Versuche war damit erreicht. Am deutlichsten waren hierin die Versuche mit *Stereum purpureum* auf *Populus balsamea* (Nr. 1 u. 2).

Verwendet wurden zu diesen Versuchen junge, meist einjährige Zweige von *Populus balsamea*, von der im Garten der forstlichen Versuchsanstalt zahlreiche Stockauschläge und andere junge Sprosse zur Verfügung standen. Außerdem wurden Zweige von *Aesculus Hippocastanum* verwendet, die ebenfalls, wenn auch weniger augenfällig, durch Entfaltung ihrer Knospen und Kallusbildungen Lebenszeichen von sich gaben, wenigstens soweit sie nicht sehr stark abgetrocknet waren.

Zur Infektion verwendete ich Reinkulturen von *Stereum purpureum*, *Agaricus (Collybia) velutipes* und *Agaricus (Pholiota) squarrosus*.

Von *Stereum purpureum* hatte ich den Parasitismus zuvor an der Rotbuche experimentell bewiesen und an Pappeln und andern Holzarten beobachtet. Das Hymenium dieses Pilzes ist glatt und anfangs hellpurpurrot gefärbt, später nimmt es unbefinmmtere gelbe oder rotbraune Töne an. Die Oberseite ist weißlich oder gelblich und filzig. Die Fruchtkörper bilden teils Konsolen, teils Krusten, letzteres immer auf der Unterseite des Holzes. Man findet den Pilz häufig auf gefälltem Laubholz aller Art, besonders auf Buchen- und Pappelholz, auf gefälltem Eichenholz vertritt ihn fast immer das auf dem Hymenium gelbe und oberseits sehr ähnliche *Stereum hirsutum*. Auf sterilisiertem Brot wächst er in Reinkultur rasch und üppig und bildet zuweilen formlose gelbliche Hymenien mit Sporen bildenden Basidien.<sup>2)</sup> Meine Kultur war von einem Fruchtkörper auf einem Apfelbaum in Voßringen gewonnen.

*Agaricus velutipes* Curt. kommt als gelber, fleischiger Hutschwamm häufig im Herbst und Winter auf allerlei Laubholz vor. Seinen Parasitismus habe ich durch Infektionsversuche an Bäumen von *Aesculus Hippocastanum* und *Populus balsamea* nachgewiesen, er besteht aber wahrscheinlich auch für viele andere Laubholzarten. Nach Kostrup<sup>3)</sup> kann der Pilz gelegentlich an Obstbäumen, Linden und Ulmen parasitieren

<sup>1)</sup> Die gleiche Bildung wurde zuerst von v. T u b e n f bei verschiedenen Holzarten in feuchter Luft erzielt. Forstl. Naturw. Zeitschr. 1898, S. 405.

<sup>2)</sup> An dem Mycel dieses Pilzes sind die Schnallen öfters wirtelförmig um den Faden gruppiert, eine Anordnung, die auch bei andern *Stereum*-Arten vorkommt, von Mö l l e r (Hautschwammforschungen I) als Charakteristikum von *Coniophora cerebella* beschrieben und von R u m b o l d (diese Zeitschr. 1903, S. 125, Fig. XXVI. 3) am Mycel von *Lenzites sepiaria* und S. 110 Fig. XVIII—XX bei *Coniophora cerebella* abgebildet wird. Demnach kann die wirtelförmige Anordnung der Schnallen nicht als diagnostisches Kennzeichen verwendet werden.

<sup>3)</sup> Suppl. z. Allgem. Forst- u. Jagdzeitg., 1898, S. 86.



In Reinkultur auf Brot und Holz geht er leicht zur Fruchtkörperbildung über. — Der Pilz ist auch von Andern schon mehrmals kultiviert und zur Fruchtkörperbildung gebracht worden.<sup>1)</sup>

*Agaricus (Pholiota) squarrosus* Müller, ebenfalls ein fleischiger, gestielter, vergänglicher Blättertschwamm kommt im Herbst meist in dichten Büscheln aus dem Holz von Laubbäumen. Meine Kulturen stammen von Fruchtkörpern an einer Schwarzpappel bei Westerham in Oberbayern. Hier war der Pilz vermutlich parasitisch. Die Fruchtkörper haben einen unangenehmen, kellerartig dumpfen Geruch, der auch den Reinkulturen eigen ist. Das Mycel wächst auf Brot nur langsam. Es geht in Erlemmeyersollen leicht zur Anlage von Fruchtkörpern über. Solche entstanden in meinen Kulturen auf Brot und auch auf sterilisiertem Kiefernholz im Sommer, wuchsen langsam weiter und hatten sich bis zum Oktober zu unförmigen, bis 3 cm langen, stark schuppigen, an Kiefernzapfen erinnernden Gebilden entwickelt. Andere kamen zu ziemlich normaler Ausbildung. Über den Parasitismus dieses Pilzes war experimentell noch nichts festgestellt, doch gibt Michael<sup>2)</sup> an, daß er lebende Bäume zum Absterben bringe, Goe<sup>3)</sup> erwähnt ihn als Parasiten von Obstbäumen, und nach Kofstrup<sup>4)</sup> befällt er gelegentlich Rothbuchen.

**Versuch Nr. 1.** Empfänglichkeit lebender Pappelzweige für *Stereum purpureum* bei ihrem natürlichen Wassergehalt im Winterzustand und in trocknerem Zustand.

Am 19. Februar 1908 wurden verschiedene, ca. 25 cm lange, 1 jährige Pappelzweige verschiedenen Durchmessers bis zu Daumendicke (zumeist Stockausschläge) teils mit ihrem natürlichen Wassergehalt, teils um 10 % ihres Gewichtes abgetrocknet, in enge, verschließbare Zylindergläser gestellt und mit Mycel aus einer Reinkultur von *Stereum purpureum* in der Weise infiziert, daß in der Nähe der oberen Schnittfläche je eine Kerbe geschnitten und mit mycelhaltigem Brot gefüllt wurde. Sämtliche Zweige trieben üppig aus und bildeten behaarte Wurzeln und Kalluswülste.

Am 10. März sind sämtliche in einem von der Infektionsstelle ausgehenden Längsstreifen zumeist der ganzen Länge nach durchgewachsen und die meisten am 16. März völlig tot und geschwärzt. Die Geschwindigkeit des Mycelwachstums betrug mindestens 1,2 cm pro Tag.

Ein stärkerer von diesen Zweigen ist am 16. März noch am Leben mit Ausnahme des vom Mycel durchgewachsenen Längsstreifens im Holz. Dieser Zweig wird in der Mitte quer durchgeschnitten, die untere Hälfte auf einige cm in Wasser gestellt, die obere unverändert belassen. Am 27. März ist der obere, ohne Wasserzufuhr belassene Teil völlig durchgewachsen und abgestorben, nur einzelne Teile der Rinde und der jungen Triebe sind noch grün. Der

<sup>1)</sup> Constantin u. Matruchot, Culture d'un champignon lignicole, Comptes rendus CXIX (1894), S. 752 f.). Falck, Die Kultur der Didi und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten (Cohn's Beiträge VIII (1902), S. 307 ff.).

<sup>2)</sup> Michael, Führer für Pilzfreunde II.

<sup>3)</sup> Mitteilungen über Obst- und Gartenbau XIV, 145.

<sup>4)</sup> Suppl. z. Allgem. Forst- u. Jagdzeitg., 1908, S. 86.

untere, in Wasser stehende Teil dagegen ist fast unverändert. Das Mycel hat in diesem wassersatten Teil nur unerhebliche Fortschritte gemacht.

Ergebnis: Pappelzweige haben im Winterzustand genug Luft, um dem Mycel von *Stereum purpureum* das Eindringen zu gestatten. Wird aber der Wassergehalt durch Einstellen der Sprosse in Wasser erhöht, so ist das Mycel im Wachstum gehemmt.

Bei der Beurteilung dieses und der folgenden Versuche ist zu berücksichtigen, daß der ursprüngliche Wassergehalt des Holzes während des Versuches nicht voll erhalten blieb, da ein Teil des Wassers in die neugebildeten Sprosse und Wurzeln wanderte, und da auch die Verdunstung trotz des luftdichten Verschlusses der Gläser nicht ganz unterdrückt war. Es konnte jedoch festgestellt werden, daß die Empfänglichkeit auch zu Anfang des Versuches schon vorlag, als der Wassergehalt noch keine erhebliche Verminderung erfahren hatte.

Es war weiter zu prüfen, wie weit das Holz im Winterzustand vom Zustand größtmöglicher Wassersättigung und vom Zustand der Immunität gegen *Stereum purpureum* entfernt ist. Außerdem war genauer festzustellen, was aus dem vorigen Versuch nicht ganz deutlich hervorgegangen ist, ob innerhalb der Grenzen der Empfänglichkeit ein zunehmender Luftgehalt die Geschwindigkeit des Mycelwachstums graduell fördert. Der folgende Versuch gibt einen Anhalt dafür.

**Versuch Nr. 2.** Verhalten von *Stereum purpureum* in wassersattem und in wasserarmem Holz.

Am 20. Februar wurden Zweige vom Baum geschnitten, in 25 cm lange Stücke zerteilt, einzeln gewogen und auf  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge in Wasser gestellt. Sie nahmen in 5 Tagen um rund 14% ihres Gewichtes an Wasser auf. Der Wassergehalt stieg auch später noch etwas, doch war das zum Teil wenigstens auf Konto der neuen Sprosse und der übrigen Neubildungen zu setzen. Einige Zweige wurden mit dem Fuß in Wasser stehend in verschlossenem Glas gehalten, die übrigen in verschiedenem Maß abtrocknen gelassen. Es wurden so Gewichtsabstufungen erreicht, die vom Zustand der größtmöglichen Sättigung, wie sie durch Einstellen in Wasser zu erzielen war, um 0, 10, 15, 16, 35, 40% des Zweiggewichtes differierten. Die Infektion geschah wie beim vorigen Versuch und zwar am 6. März und 11. März. Die Mycelien gediehen sehr üppig auf den Schnittflächen. Sämtliche Sprosse entfalteten ihre Knospen und trieben Luftwurzeln, die beiden trockensten allerdings nur sehr spärlich. Der Verlauf des Vordringens der Mycelien wurde durch mehrmaliges Nachschneiden verfolgt.

Revision am 26. März: Die ständig in Wasser stehenden Zweige

sind mit Ausnahme einer bis 3 cm weit reichenden, in einem schmalen Streifen verlaufenden Bräunung vollkommen gesund und grün. In allen übrigen reicht von der Infektionskerbe aus ein brauner, mycelhaltiger Streifen durch den ganzen Sproß. Weitere Abstufungen in der Wachstumsgewindigkeit des Mycels nach dem Wassergehalt sind nicht zu konstatieren. Die tägliche Wachstumsgewindigkeit betrug hier überall 1,3 cm.

Ergebnis der Versuche Nr. 1 und 2: *Stereum purpureum* hat in Pappelholz einen sehr geringen Luftbedarf. Sein Mycel wächst schon in Holz von normalem Luft- und Wassergehalt, wie er im Winter<sup>1)</sup> besteht, mit voller Geschwindigkeit, die auch durch weitere Luftzufuhr (durch Austrocknung) nicht erhöht wird. Jedoch genügt eine relativ geringe Luftverminderung (durch Wasserzufuhr), um sein Wachstum sehr einzuengen und damit den Sproß fast immun zu machen. Der lebende Baum ist deshalb im Winter empfänglich, wird aber, wenigstens in seinen wasserreichen Teilen, immun, wenn der Wassergehalt erheblich steigt, was wahrscheinlich zu Beginn der Vegetation eintritt.<sup>2)</sup>

Bei diesen Versuchen war die Transpiration und die Wasserdurchströmung fast ganz aufgehoben, da die Zweige in verschlossenen Gläsern standen. Wir haben in Kap. 1 S. 9f. erörtert, daß es möglicherweise einen Unterschied macht, ob das Wasser stagniert oder in Strömung ist. Der folgende, noch provisorische und vorerst wenig exakte Versuch gibt einigen Aufschluß darüber, ob sich in freier Luft stehende, transpirierende Zweige *ceteris paribus* anders gegen den Pilz verhalten als in geschlossenem Glas.

**Versuch Nr. 3.** *Stereum purpureum* in transpirierenden Pappelzweigen.

Im März wurden  $\frac{1}{2}$  m lange, frisch geschnittene Pappelzweige in einem kleinen Glas mit Wasser im Gewächshaus frei aufgestellt. Sie entfalteten bald ihre sämtlichen, zahlreichen Knospen, bekamen aber in den ersten Wochen noch keine Wurzeln. Sie waren deshalb im Verhältnis zu der nicht geringen Transpiration offenbar zunächst nur schlecht mit Wasser versorgt und jedenfalls nicht vollkommen wasserfatt. Sie wurden an der Spitze unter Guttaperchaverschluß infiziert. Das Mycel drang annähernd mit der gleichen Geschwindigkeit vor, die an den übrigen Versuchen beobachtet worden war, und tötete in kurzer Zeit die Sprosse fast in ihrer ganzen Länge. Das Mycel wurde mikroskopisch nachgewiesen. Nicht infizierte Pappelzweige, die

---

<sup>1)</sup> Genauer: im Februar.

<sup>2)</sup> Nach der Definition von R. Hartig herrscht im Winter „normale zeitliche Disposition.“



im übrigen unter den gleichen Bedingungen waren, blieben am Leben. An einem infizierten und getöteten Sproß traten im Herbst unten mehrere wohl entwickelte Fruchtkörper auf, deren einer über 3 cm groß wurde. In einem der infizierten Zweige kam das Mycel schließlich zum Stillstand, nachdem der Zweig schon zu  $\frac{3}{4}$  abgetötet war, wahrscheinlich dadurch, daß sich indessen eine reiche Bewurzelung gebildet, dadurch die Wasseraufnahme erhöht und durch Absterben der oberen Seitensprosse die Transpiration vermindert hatte. Dieser Sproß blieb mit den untersten, übrig gebliebenen Seitenzweigen noch den ganzen Sommer hindurch am Leben.

Ähnliche Zweige, die erst später, anfangs Mai, in gleicher Weise infiziert wurden, als sie ein reiches Wurzelwerk gebildet hatten, blieben fast ganz intakt. Sie starben bloß bis zum nächsten Seitenzweig ab.

Der Versuch scheint zu bestätigen, daß ein hoher Wasserreichtum Immunität, ein geringer dagegen Empfänglichkeit zur Folge hat und zwar auch bei frei transpirierenden Sprossen.

Neben diesen Versuchen liefen noch eine größere Zahl ähnlicher Versuche an Pappelzweigen mit demselben Pilz her in verschiedener Anordnung, die nur den Zweck hatten, allerlei mehr oder minder wahrscheinliche Bedenken zu beseitigen und auch vor möglichen Irrtümern zu schützen. Sie ergaben aber immer nur eine Bestätigung der angeführten Versuchsergebnisse und können deshalb hier übergangen werden.

Nach Abschluß der Versuche wurden die infizierten Zweige aus Versuch Nr. 2 frei im Glashaus auf feuchte Erde gelegt und regelmäßig begossen. Bald brachen aus den Zweigen mehrere Fruchtkörper von *Stereum purpureum* hervor, die zu normaler und vollkommener Ausbildung kamen.

Der Versuch Nr. 2 wurde gleichzeitig mit den beiden anderen beschriebenen Holzzerseßern, *Agaricus velutipes* und *Agaricus squarrosus* ausgeführt.

**Versuch Nr. 4:** Wachstum von *Agaricus* (*Collybia*) *velutipes* in lebenden Zweigen von *Populus balsamea* bei verschiedenem Wassergehalt.

Die Versuchsanordnung war der bei Versuch Nr. 2 beschriebenen vollkommen gleich. Alle Zweige standen in einem dicht verschlossenen Glas. Das Ergebnis ist in der folgenden Tabelle 2 zusammengestellt, die wohl keiner Erläuterung bedarf.

Tabelle 2. Versuch mit *Agaricus velutipes*.

Zweig Nr.	Urpr. Gewicht g	Gewicht bei der In- fektion am 6. III.	Wasserdifferenz, % des urspr. Zweiggewichtes.	Am 27. III. ist das Myzel vorge- drungen.	Bemerk.
1 *	17,0	18,5	+ 15	$\frac{1}{2}$ —1 cm weit	* Nr. 1 stand mit dem Fuß im Wasser.
2	48,6	46,0	— 5	2 " "	
3	24,0	22,4	— 7	3 " "	
4	40,4	35,0	— 13	2 " "	
5	29,4	23,6	— 20	1 " "	
6	25,7	19,3	— 25	8 " "	

Versuch Nr. 5: Wachstum von *Agaricus* (*Pholiota*) *squarrosus* in lebenden Zweigen von *Populus balsamea* von verschiedenem Wassergehalt.

Die Versuchsanordnung war wie bei Nr. 2 und 4. Die Gewichtsabnahme ging bei den am meisten abgetrockneten Zweigen auf 32 % des Gesamtholzgewichtes beim maximalen Wassergehalt. Das aufgeimpfte Myzel gedieh auf den Schnittflächen vortrefflich, war aber selbst nach mehr als einem Monat (vom 6. März bis 9. April) in keinem Zweig in erheblichem Maße eingedrungen. Nur die Rinde in der nächsten Umgebung der Infektionsstelle war an einzelnen Zweigen auf kurze Strecke geschwärzt. Namentlich an dem am meisten, um 32 % abgetrockneten Stück war die Umgebung der Wundränder abgestorben, die Rinde auf  $3\frac{1}{2}$  cm, das Holz auf  $2\frac{1}{2}$  cm, eine Wirkung, die von *Stereum purpureum* in der gleichen Zeit um das zehnfache übertroffen wurde.

Da eine stärkere Abtrocknung, als die vorliegenden, an lebenden Bäumen wohl nicht vorkommen ohne schon aus andern Gründen das Leben des Baumes zu gefährden, kommen wir durch den Versuch zu dem wahrscheinlichen, wenn auch nicht ganz sichergestellten

Ergebnis: *Agaricus squarrosus* kann auf jungen Pappelzweigen (*Pop. balsamea*) vermutlich nicht in erheblichem Umfang parasitär werden.

Es ist jedoch zu betonen, daß das nur für lebende, wasserleitende Zweige gilt, nicht aber auch für älteres Holz im Innern des Stammes, in welchem alles flüssige Wasser durch Luft ersetzt ist. In solchem Gewebe ist ein

Wachstum des Pilzes immerhin denkbar. Untersuchungen an lebenden Bäumen müssen hierüber Aufschluß geben.

Kurioser wurden die Versuche mit diesen drei Pilzen an Zweigen der Roßkastanie (*Aesculus Hippocastanum*) vorgenommen. Bei diesen Versuchen wurden nur je 3 Gruppen von Zweigen auf ihre Empfänglichkeit geprüft. Die Zweige der Gruppe 1 wurden sofort nach dem Abschneiden in ein verschlossenes Glas mit der unteren Schnittfläche in Wasser gestellt. Nr. 2 wurde ebenfalls sofort eingestellt aber ohne Wasserzugabe, also auf dem natürlichen Wassergehalt erhalten. Nr. 3 wurde 2 Tage lang durch Liegenlassen im geheizten Zimmer abgetrocknet. Die Versuche wurden im März und April ausgeführt.

Alle drei Pilze verhielten sich bei diesen Versuchen auf *Aesculus* ganz ähnlich wie auf Pappelzweigen.

**Versuch Nr. 6:** *Stereum purpureum* auf *Aesculus Hippocastanum*.

Der Pilz ließ Nr. 1 nahezu unverfehrt, drang aber in Nr. 2 und 3 mit ähnlicher Geschwindigkeit wie bei der Pappel ein. Das Mycel trat später aus den Lentizellen in dichten gelblichen Rasen hervor, aus denen sich dann, als das Holz in die freie, trockenere Luft auf feuchte Erde gebracht wurde, schöne, normale Fruchtkörper entwickelten.

**Versuch Nr. 7:** *Agaricus velutipes* auf *Aesculus Hippocastanum*.

3 Wochen nach der Infektion (19. März bis 9. April) wurde notiert:

Nr. 1: Erfolg unsicher, weil eine trüb-grünbraune allgemeine Verfärbung des Holzes eingetreten ist, die nicht auf den Pilz zurückzuführen und in ihrer Ursache nicht sicher erklärbar ist.

Nr. 2: Mycel 4 cm weit eingedrungen.

Nr. 3: Mycel 6—10 cm weit eingedrungen.

**Versuch Nr. 8:** *Agaricus squarrosus* auf *Aesculus Hippocastanum*.

Das Mycel drang auch bei diesem Versuch nicht erheblich ins Holzinnere ein, auch nicht bei den Zweigen Nr. 3, die augenscheinlich stark abgetrocknet waren.

Die infolge Befalles durch *Stereum purpureum* absterbenden Pappelzweige boten Gelegenheit zu einigen weiteren Beobachtungen von allgemeinerem Interesse. Die Rinde absterbender Zweige wurde immer erst lange nach der Abtötung und Bräunung der angrenzenden Holzpartie gleichwärtig und starb zumeist erst ab, wenn schon der ganze Holzkörper tot war. Man sah es deshalb dem Zweig äußerlich nicht an, wie weit er innen vom Pilz



durchwachsen war. Die jungen, krautigen Triebe hielten sich am längsten grün und von ihrer Basis zog sich zumeist auch durch die im übrigen schon geschwärzte Rinde ein grüner Streifen nach unten (Fig. 2). Eine Untersuchung von Fringsheim<sup>1)</sup> liefert zur Erklärung dieser auffallenden Tatsache die Grundlagen. Er wies nach, daß die jüngsten Sproßteile eine Anziehungskraft für Wasser haben, die es ihnen ermöglicht, bei mangelhafter Wasserversorgung den älteren Organen Wasser zu entziehen, sich dadurch am längsten von allen Sproßteilen am Leben zu erhalten und bei manchen Pflanzen selbst darnach noch weiter zu wachsen, wenn die älteren Organe schon vertrocknen. Diese Saugkräfte werden von osmotisch wirksamen Stoffen ausgeübt, die in den jüngsten Sproßteilen ihren Sitz haben.

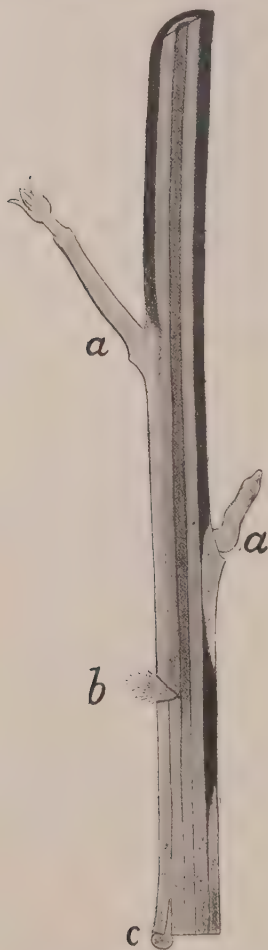


Fig. 2. Pappelzweig, durch *Stereum purpureum* getötet und gebräunt, mit Ausnahme der jungen Seitenzweige a, a und einer an diese nach unten anschließenden Rindenpartie. Bei b eine Kerbe, aus welcher im feuchten Raum Luftmycel gewachsen ist.

Demnach ist die relative Immunität der jüngsten Sproßteile und der daran nach unten anschließenden Rindenpartie, jedenfalls auch der Rinde überhaupt, auf größere Feuchtigkeit infolge osmotischer Wasseranziehung, also geringeren Luftgehalt zurückzuführen.

Die Erscheinung, daß bei abgeschnittenen Zweigen der am Baume bleibende Stumpf oft nur bis zum nächsten Seitentrieb abstirbt, ist allgemein bekannt. Wir werden darüber auch bei der Besprechung des Parasitismus von *Nectria cinnabarina* berichten. Interessant ist aber, daß nicht nur an der normal transpirierenden Pflanze, sondern auch in abgetrennten Zweigen im Feuchtraum, in denen man keine erheblichen Wasserverschiebungen vermuten sollte, solche lokale Unterschiede in der Empfänglichkeit vorkommen.

Wir konstatieren als Ergebnis der Versuche dieses Abschnittes:

1. Das Gesetz der Abhängigkeit der Immunität und Empfänglichkeit vom Luftgehalt gilt

auch für lebende, bewurzelte und belaubte Sprosse im Vegetationszustand;

2. Die einzelnen Parasiten sind in ihrem Luftbedarf sehr verschieden.

<sup>1)</sup> Fringsheim, G., Wasserbewegung und Turgorregulation in wackenden Pflanzen, Leipzig 1906.

### 3. Weitere Infektionen von Holzlücken mit Holzpilzen.

Während bei den Versuchen im vorigen Abschnitt ihrem Zwecke gemäß stets darauf geachtet wurde, daß die Versuchszweige am Leben waren, daß demnach der aufgeimpfte Pilz in zweifellos lebendes Gewebe einzudringen hatte, wurden bei den folgenden Untersuchungen solche Rücksichten nicht genommen. Hier beschränkte ich mich darauf, die Zweige auf verschiedenen Trockenheitsgrad zu bringen und zu infizieren, einerlei ob sie noch am Leben oder schon vertrocknet waren. Damit ist nicht gesagt, daß es sich im folgenden vorwiegend um tote Zweige handelt, im Gegenteil ist höchst wahrscheinlich, daß auch diese sämtlich noch Leben hatten; nur wurde das nicht ausdrücklich konstatiert. Ich konnte mir diese Feststellungen im einzelnen ersparen, nachdem ich mich bei den vorigen Versuchen — und andern nebenher geführten — überzeugt hatte, daß man frischen Laubholzsprossen außerordentlich viel, oft 40—50 % ihres Gewichtes, Wasser entziehen kann, ohne ihr Leben unmittelbar zu gefährden.

Des besseren Zusammenhangs halber seien die hier zur Infektion verwendeten Pilze nach ihrer Gestalt und Lebensweise erst in einem späteren Abschnitt besprochen.

**Versuch Nr. 9.** *Nectria cinnabarina* in Zweigen von *Ulmus montana* von verschiedenem Wassergehalt.

Frisch abgeschnittene Zweige von *Ulmus montana* in allen Dimensionen bis zur Stärke von etwa 3 cm wurden 10 Tage lang unter Wasser gepreßt und dann, am 19. März, gewogen (Spalte 3 der Tabelle 3). Dann wurden einige Proben in verschlossene Gläser gestellt, so daß sie mit dem unteren Ende in Wasser standen, die übrigen wurden teils ohne Wasserzugabe und Verminderung, teils in verschieden stark abgetrocknetem Zustand in dasselbe Glas gestellt, aber so, daß sie mit Wasser nicht in Berührung kamen und dann sämtliche Proben am 23. März mit Mycel von *Nectria cinnabarina* aus einer Brot-Reinkultur auf den oberen Schnittflächen infiziert. Die Reinkultur war schon 3 Jahre zuvor aus *Tubercularia*-Konidien hergestellt und durch mehrmaliges Überimpfen teils auf sterilisiertes Brot, teils auf Buchenholz weiter gezüchtet worden. Das Resultat einer Revision am 21. April, also nach 4 Wochen, zeigt Tabelle 3 auf Seite 96.

Die Angaben in der Tabelle über das Mycelwachstum beziehen sich in erster Linie auf die Mycelverbreitung in der Rinde, wo es sich durch eine dunkle Bräunung der grünen Zellen leicht zu erkennen gab. Die Geschwindigkeit des Mycelwachstums im Holzkörper wurde bei diesem Versuch nicht an allen Stücken ermittelt, um den Versuch nicht allzusehr zu stören. Soweit die Untersuchung reichte, wuchs das Mycel im Holz im gleichen Tempo wie in der Rinde und äußerte sich durch eine leichte Bräunung.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Außerdem traten im Innern mancher Holzstücke auf kurze Strecken schmale, chokoladefarbene Streifen auf, in denen sich aber kein Mycel nachweisen ließ.

Tabelle 3. *Nectria cinnabarina* auf *Ulmus*.

Zweig Nr.	Behandlung	Anfangsgewicht der wasserlatten Zweige g	Gewicht der Zweige bei der Infektion g	Differenz in % des Anfangs- gewichtes %	Wuchs des My- cel's vom 23. März bis 21. April in der Rinde cm
1	Frisch in Wasser gestellt	—	—	—	0,3
2	Frisch ohne Wasserzugabe eingestellt	234	234	0	0,5
3	Desgl.	58	58	0	0,5—1
4	1 Tag getrocknet	159	140	12	4
5	Desgl.	25	21	16	5
6	3 Tage getrocknet	91	75	18	6
7	4 Tage getrocknet	14	9,6	32	10

Die Abhängigkeit des Mycelwachstums vom Wassergehalt war, wie aus der Tabelle zu ersehen ist, nach 4 Wochen deutlich erkennbar. Sie trat im weiteren Verlauf des Versuches noch augenfälliger hervor. Am 28. Mai waren die trockeneren Stücke längst völlig durchwachsen und mit Konidienpolstern übersät, während die nasser Proben Nr. 1—3 nur auf 2—5 cm getötet waren. Hier war die übrige Rinde noch grün und aus einigen schlafenden Augen hatten sich beblätterte Zweige entwickelt.

Das Mycel wuchs in der Weise, daß zuerst auf der infizierten Schnittfläche rasch wüchsige, ziemlich derb-wollige, zur Wiedererkennung hinreichend charakteristische Mycelsträngchen antraten, die dann bald auch auf die Oberfläche der Rinde übergriffen. Etwa in der gleichen Geschwindigkeit ihres Wachstums schritt die Bräunung der grünen Rinde fort. Die getötete Rinde und der Bast wurden faulig, sodaß sich die Bastfasernbündel leicht isolieren ließen. Wurden die Zweige zum Zweck der Kontrolle aus dem Glas genommen und kurze Zeit der trockenen Luft ausgesetzt, so kollabierte das Luftmycel auf der Rindenoberfläche und starb ab. Statt seiner erschienen dann an den Rindenstellen, die schon längere Zeit gebräunt waren, aus den Lentizellen dichte, kurzhaarige, weiße Mycelpolsterchen, die sich im Sonnenlicht blaß rosa färbten, im gedämpften Zimmerlicht aber weiß blieben. Es sind die *Tubercularia*-Konidienpolster, die im feuchten Raum diese Form annehmen und erst dann normale Gestalt gewinnen und Konidien bilden, wenn sie wenigstens zeitweise trockener Luft ausgesetzt sind. Die Fruchtlager dieses Pilzes verhalten sich also ebenso wie die von *Stereum purpureum*, die ebenfalls nur beim Auslegen des feucht erhaltenen Substrates in trocknere Luft zur Entfaltung kamen.

Nach Abschluß des Versuches wurden die Zweige ins Freie gebracht, worauf die Hyphenspitzen der weißen Mycelbüschel kollabierten und die Büschel sich zu normalen *Tubercularia*-Konidienpolstern umbildeten. Es trat dann



normale Konidienbildung ein und schließlich erschienen auch einige Perithezien.<sup>1)</sup> Auch in Brotkulturen wurden Perithezien beobachtet.

Eine merkwürdige Erscheinung war das Auftreten von Rindentumescenzen an der Grenze zwischen gesundem und infiziertem Rindengewebe. Diese Bildung trat überall da auf, wo das Mycelwachstum nur sehr langsam vor sich ging oder fast ganz zum Stillstand gekommen war, also in den wasserreichsten Sprossen. Die Rindenzellen, namentlich das Collenchym und das Phellogen, dann auch das Bastparenchym hatten sich abnorm vergrößert, zum Teil in radialer Richtung verlängert und durch Teilungen vermehrt, so daß ein schwammiges Wuchergewebe entstand. Die aus dem Phellogen gebildeten neuen Zellen waren abgerundet und lösten sich aus dem Verband, so daß sich die Rorkhaut löstöte und aufsprang. Die Neubildung war zweifellos unter dem Einfluß des Pilzmycels entstanden. Ich traf später solche Rindenwucherungen auch an Silberpappel und Apfelbaum in der Umgebung von Rindenstellen, die durch andere Pilze befallen und getötet waren. Ich hoffe, darauf noch in einer andern Arbeit zurückkommen zu können.<sup>2)</sup>

Noch eklatanter als bei diesem Versuch war die Pilzfestigkeit wasserfatten und die Empfänglichkeit wasserarmen Gewebes beim folgenden Versuch.

**Versuch Nr. 10.** *Nectria cinnabarina* in Zweigen von *Aesculus Hippocastanum* von verschiedenem Wassergehalt.

Die Versuchsanordnung war der des vorigen Versuches ähnlich. In Wasser stehende Holzstücke waren nach 4 Wochen noch vollständig grün und lebend, was namentlich dadurch sehr anschaulich wurde, daß sie an der infizierten Schnittfläche Kalluswülste getrieben hatten. In derselben Zeit waren ohne Abtrocknung eingestellte, also auf natürlichem Wassergehalt im Winterzustand belassene Zweige 12 cm weit und ein 3 Tage lang abgetrockneter 30 cm langer Zweig vollständig durchwachsen und mit den Mycelpolstern des Pilzes besetzt. Das Mycel hatte also in diesem Zweig bei gewöhnlicher Zimmertemperatur täglich weit über 1 cm zurückgelegt.<sup>3)</sup>

Störend war bei diesem Versuch, daß einige der in Wasser stehenden Proben im Mark von unten, also der nicht infizierten Seite her aus unbekannten Gründen faulig wurden und auch im Holz eine faulige Trübung der Farbe annahmen.

Der Versuch wurde später, am 26. April, mit ebenso augenfälligem Erfolg wiederholt. Die in Wasser stehenden Zweige, etwa 2 cm starke,

<sup>1)</sup> über eine Untersuchung der noch ungeklärten Frage, ob *Nectria cinnabarina* auch *Fusidium*-Konidien bilde, wird gesondert berichtet werden.

<sup>2)</sup> Mikroskopisch entsprach die Erscheinung der Abbildung Fig. 19 in Müllers Patholog. Pflanzenanatomie, S. 80 (dort auch die übrige Literatur).

<sup>3)</sup> Beck (l. c.) und Winter (Hedwigia 1879, S. 49-56) hatten sehr viel geringere Wuchsgeschwindigkeiten in künstlichen Kulturen beobachtet.

mehrfährige Sprosse, blieben bis in den Juli hinein völlig gesund und bildeten an den oberen, infizierten Schnittflächen Kalluswülste mit reichlichen Adventivsprossen. Das Mycel hatte sich anfänglich richtig entwickelt, war aber nach und nach wieder verschwunden. Die durch mehrtägiges Abtrocknen luftreicher gemachten Vergleichszweige waren nach einigen Wochen in Holz und Rinde völlig durchwachsen und abgetötet.

**Versuch Nr. 11.** Wachstum von *Nectria cinnabarina* in Holz und Rinde von *Fagus silvatica*.

3 cm starke Buchensprosse, die mehrere Tage lang dem Abtrocknen ausgesetzt waren, wurden an den Querschnittsflächen mit Konidien infiziert. Das Mycel verbreitete sich mit ungewöhnlicher Geschwindigkeit, die nicht gemessen wurde, aber zweifellos größer war als bei den übrigen Versuchen, zunächst nur in der Rinde und drang von da langsam radial ins Holz vor. Die Konidienstromata durchbrachen nur schwer und in geringer Zahl das derbe Periderm. Ein in der Rinde vom Mycel durchwachsender Sproß wurde ins Freie auf Erde gelegt und durch Begießen feucht erhalten, worauf normale Konidienpolster in geringer Zahl erschienen.

Neben diesen Versuchen wurden noch andere, ähnliche, zur Beseitigung einiger Zweifel ausgeführt, die ich wohl übergehen kann, da sie immer das gleiche Resultat bezüglich der Pilzempfänglichkeit hatten. Nur in einem Fall, bei folgendem Versuch, gelang es nicht, durch Einstellen in Wasser einen Sproß von *Ulmus montana* lebend und pilzfest zu erhalten.

**Versuch Nr. 12.** Empfänglichkeit der Rinde wasserreicher Sprosse für *Nectria cinnabarina*.

Der Versuch wurde im Hochsommer, am 20. Juni 1908, begonnen. Nach 6 Wochen war in einem in Wasser stehenden Stück die Rinde auf 12 cm getötet, das Holz dagegen nur auf 2½ cm. Auch ein auf seinem natürlichen Wassergehalt belassenes Stück zeigte die Erscheinung, daß das Holz nur auf kurze Strecke, die Rinde aber viel weiter befallen war. Ein um 10° seines ursprünglichen Gewichtes abgetrockneter Sproß war in Holz und Rinde auf 14—19 cm, ein um 13° abgetrocknetes Stück auf 24 cm in Holz und Rinde getötet.

Als Grund dafür, daß in diesem Ausnahmefall die Rinde auch der wasserreichsten Sprosse nur eine geringe Immunität hatte, vermute ich vorläufig,<sup>1)</sup> daß es in der Rinde an den osmotisch wirksamen Stoffen gemangelt hat, die notwendig sind, um den Turgor der Rindenzellen aufrecht zu erhalten.

**Versuch Nr. 13.** *Valsa sordida*<sup>2)</sup> auf Zweigen von *Populus balsamea* von verschiedenem Wassergehalt.

Der Versuch wurde am 14. August 1908 begonnen und ähnlich wie die vorigen durchgeführt. Es wurden etwa 30 cm lange Zweige verschiedenen Durchmessers,

<sup>1)</sup> Veral. auch die Ausführungen im folgenden Abschnitt, S. 104 ff.

<sup>2)</sup> Der Pilz ist im Kap. IV beschrieben.

der aus der Tabelle zu ersehen ist, verwendet. Sie wurden gleich nach dem Abschneiden gewogen und teils sofort eingestellt, teils durch Abtrocknen auf verschiedenen Wassergehalt gebracht, dann wieder gewogen und am 24. August mit Konidien aus einer Reinkultur an beiden Schnittflächen infiziert. Der Erfolg war, wie aus Tabelle 4 zu ersehen ist, wieder der, daß der Pilz nur in trockeneres Holz und zwar bei abnehmendem Wassergehalt in zunehmender Geschwindigkeit wachsen kann.

Tabelle 4. *Valsa sordida* in *Populus balsamea*.

Gewicht vor dem Ab- trocknen g	Gewicht nach dem Ab- trocknen g	Differenz des ur- sprüng- lichen Ge- wichts „ „	Revision am 6. September Mycelwachstum in cm	Revision am 22. September Mycelwachstum in cm	Durch- messer mm
23	23	0	0	0, schwach ausgetrieben	12
197	197	0	0	0	35
86	86	0	0	0	33
21	21	0	0	0	10
155	144	7	fast 0	1,2—2 cm	30
58	52	10	0	0	18
114	96	16	0,1—0,2	unregelmäßig bis 2 cm	30
43	34	21	6—10	ganz schwarz, mindestens 12 cm	17
37	29	22	unregelmäßig	10—15 cm	13
47	35	25	8—12	ganz schwarz	18
99	73	26	>10, fast ganz schwarz	ganz schwarz	35
37	28	27	—10	ganz schwarz	12
31	22	29	ganz schwarz mindestens 18 cm	ganz schwarz	13

Die Angaben dieser Tabelle über das Vordringen des Pilzes beziehen sich in erster Linie auf die Rinde, die durch den Pilz infolge intensiver Bräunung der Zellinhalte geschwärzt wurde. Im Holz schritt das Mycel mit ungefähr gleicher Geschwindigkeit vor.

Die Rinde der ungetrocknet infizierten Zweige wurde in den 4 Wochen der Versuchsdauer auch keinen mm weit getötet. Auch eine Abtrocknung bis zu 16 % des Anfangsgewichtes hatte noch wenig und etwas unregelmäßigen Erfolg. Dagegen genügte eine Abtrocknung von 21 %, um dem Pilz das Eindringen mit großer, und bei weiterer Abtrocknung im allgemeinen zu-



nehmender Geschwindigkeit zu gestatten. Das wasserärmste, um 29 % abgetrocknete, 35 cm lange Stück war schon am 6. September, also nach weniger als 2 Wochen, durch und durch getötet, der Pilz hat hier täglich mindestens 1,4 cm Fortschritte gemacht, und nach 4 Wochen, am 22. September, waren alle Zweige, die mehr als  $\frac{1}{5}$  ihres Gewichtes an Wasser verloren hatten, mit einer Ausnahme in ihrer ganzen, 30—35 cm betragenden Länge getötet.

Daß die Zweige tatsächlich durch den Pilz und nicht etwa durch bloße Abtrocknung getötet und geschwärzt worden sind, geht daraus mit Sicherheit hervor, daß im Zimmer frei liegende, also nicht infizierte Zweige noch weit höhere Trockenheitsgrade vertrugen, als sie bei diesem Versuch angewendet wurden, ohne ihre grüne Farbe zu verlieren.

Zu Anfang Oktober wurden auf den getöteten Rindenstellen zahlreiche Konidienfruchtlager des Pilzes festgestellt, die ihre charakteristischen Konidienranten entließen.

**Versuch Nr. 14.** Wachstum verschiedener holzzersehnender Pilze in wassersattem und wasserärmerem Holz von *Fagus silvatica*.

Dieser Versuch sollte in derselben Weise, wie es in Abschnitt III,1 für *Ceratostomella* auf Kiefernholz geschehen ist, für eine größere Zahl holzzersehnender Pilze und Buchenholz die Luft- und Wassermengen bestimmen, bei welchen das Mycelwachstum sein Optimum und seine Grenzen hat. Der Versuch war jenem analog angeordnet. Die Proben entstammten Buchenstangen, die am 9. April gefällt wurden. Sie waren  $2\frac{1}{2}$ —4 cm dick, 30 cm lang und wurden zumeist entrindet. Nachdem durch verschieden langes Austrocknen oder Einsetzen in Wasser die Abstufungen im Wassergehalt erzielt waren, wurden am 16. April Mycelien der folgenden Pilze aus Broteinkulturen auf die oberen Querflächen aufgeimpft:

*Stereum hirsutum* (Willd.),

*Stereum purpureum* Pers.,

*Polyporus igniarius* (L.),

*Agaricus* (*Collybia*) *velutipes* Curt.,

*Agaricus* (*Pholiota*) *adiposus* Fr.

*Agaricus* (*Hypholoma*) *fascicularis* (Huds.) Bolt.,

*Lenzites betulina* (L.),

*Schizophyllum commune* Fries (*alneum*).

Infolge Zeitmangels und unvorhergesehener Störungen konnte der Versuch nicht ganz zu Ende geführt werden, doch waren folgende Resultate mit Sicherheit festzustellen:

1. Lebensfrisches Buchenholz, das mit dem einen Ende im Wasser steht, ist wenigstens im Splint immun gegen jeden dieser Pilze und gegen sämtliche durch Luftinfektion anfliegenden gewöhnlichen Schimmelpilze. Mit Ausnahme einer meist nur 1—3 mm weit reichenden Bräunung von den infizierten Querflächen aus

erhielt sich der Splint mindestens 4—6 Wochen lang durch und durch seine naturweiße Farbe, und auch die Oberfläche verfärbte sich nur wenig ins Rotgelbe. Dagegen wurde das der Wasserleitung normal nicht mehr dienende älteste, innere Holz, das „Reifholz“, dessen hoher Luftgehalt schon äußerlich an der helleren Farbe zu erkennen war, langsam von den Quersflächen aus von den Mycelien durchdrungen und tief rotbraun verfärbt. Die Außenflächen des geschälten Holzes bedeckten sich mit einer aus der Kambialregion entspringenden Kallusbildung, die im feuchten Raum große, klare Wassertropfen ausschied.

2. Auch in Holz vom natürlichen Wassergehalt, ohne Wasserbeigabe, blieb die äußerste Splintschicht in der Hauptsache immun oder wurde nur auf wenige mm weit vom Querschnitt aus gebräunt. In den älteren Jahres-

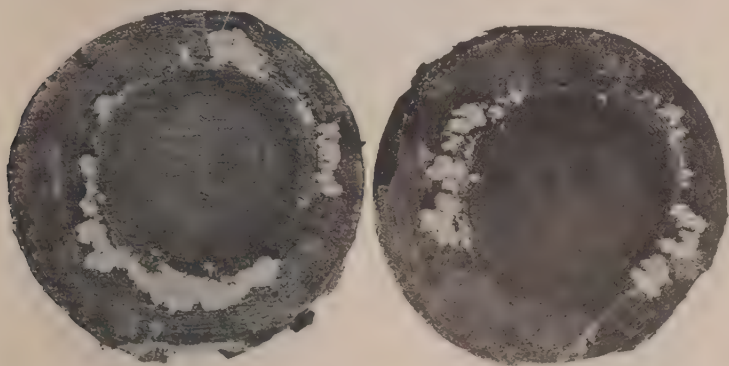


Fig. 3. Gefälltes Kiefernholz, von einem holzerfetzenden Pilz (*Irpeck spec.*) befallen, der sich ausschließlich im ältesten, luftreichsten Splintholz rings um den Kern verbreitet hat.

ringen, namentlich im Reifholz trat eine langsam in der Längsrichtung fortschreitende Bräunung auf.

3. In allen trockeneren Proben drang das Mycel ein und zwar bei abnehmendem Wassergehalt mit zunehmender Geschwindigkeit. Eine graduelle Abstufung der Wachstumsgewindigkeit nach dem Wassergehalt war sehr deutlich nachweisbar bei *Polyporus igniarius* und *Stereum hirsutum*, weniger deutlich bei den übrigen Pilzen, bei denen Schimmelpilze und andere Störungen das Resultat verwischten.

Um die Vorliebe der Pilzäden für die wasserfreien, luftreicheren Stammteile und die Immunität der wasserreichsten Splintteile, wie sie in Kap. III, 1 genauer erläutert ist, weiter zu illustrieren, seien einige Abbildungen angefügt. Fig. 3 stellt 2 Stammabschnitte dar, die nach der Fällung einige Zeit im feuchten Waldesinnern lagen und dabei in der innersten, luftreichsten Splintzone von einem Pilz durchwachsen wurden, der an der Oberfläche seine Frucht-

förper ausbildete. Zum Vergleich möge Fig. 4 dienen, die schon in meiner Blaufäuleabhandlung veröffentlicht ist. Das Objekt zu Fig. 5 ist im Laboratorium durch Infektion eines im Feuchtraum gehaltenen, lebensfrischen Buchenstammstückes gewonnen. Die Abbildungen sind ohne Retusche gelassen.

**Versuch Nr. 15.** Immunität wasserfatten Splintholzes gegen holzerzehende Pilze.

Schon im Jahr zuvor war mit einem am 20. Februar 1907 beginnenden Versuch festgestellt worden, daß von den folgenden Pilzen kein einziger

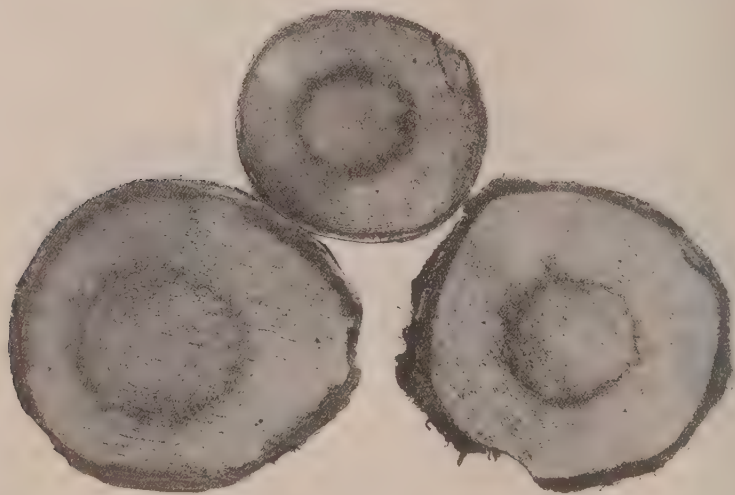


Fig. 4. Gefälltes Tannenholz mit Blaufäulepilzen im ältesten, wasserreichsten Splint rings um den Kern.

in das Innere des Splintes der Fichte, Tanne und Buche eindringen kann, wenn die Probe in lebensfrischem Zustand mit dem einen Ende in Wasser gestellt und vor Austrocknung geschützt wird:

- Polyporus igniarius (L.),
- „ fomentarius (L.),
- „ fulvus (Scopoli),
- „ pinicola (Swartz),
- „ annosus Fr.,
- Agaricus (Pholiota) adiposus Fr.,
- „ (Collybia) velutipes Curt.,
- Stereum hirsutum (Willd.),
- „ purpureum Pers.,
- Merulius lacrymans (Wulf.),



*Coniophora cerebella* (Alb. et Schw.),  
*Schizophyllum commune* Fr.<sup>1)</sup>

Diese 12 Pilze waren in Reinkultur auf glatt gehobelte Querslächen 8 cm starker und hoher Buchen-, Fichten- und Tannenscheiben geimpft worden. Alle wuchsen zuerst eine kurze Strecke über die Oberfläche hin und das Mycel erzeugte an der Stelle, wo es aufsaß, namentlich auf Buche einen tiefbraunen Fleck. Die Bräunung war aber nach 2 Wochen, am 7. März, noch keinen halben Millimeter weit ins Innere eingedrungen. Auch Mycelfäden waren mikroskopisch nicht über 1 mm weit von der Oberfläche entfernt nachweisbar. Nur in den älteren, der Wasserleitung nicht mehr dienenden Jahrringen drangen die Mycelien etwas ein.

Daß die Immunität wassersatten Splintholzes vom lebenden Zustand der Zellen unabhängig ist, geht aus folgender Tatsache hervor, die ich in meinen zahlreichen Reinkulturen holzerzeugender Pilze fortgesetzt zu beobachten Gelegenheit hatte. Ich züchtete die Stammkulturen vielfach auf sterilisiertem Holz in Erlenneyerkolben, wo sie sich länger als auf andern Substraten am Leben erhalten. Das Holz bestand gewöhnlich aus bleistift- bis fingerdicken Stücken und wurde nach Zugabe von etwas Wasser durch einstündiges Erhitzen im Dampftopf sterilisiert und dabei natürlich abgetötet. In der ersten Zeit, so lange der Wasservorrat im Kolben nicht durch Vertrocknen verloren geht, wuchsen in solchen Kulturen die Mycelien stets nur auf der Oberfläche, dringen aber keinen Millimeter weit ins Holzzinnere ein.

Den ersten Beweis, daß das Wachstum der Pilze auch in totem Holz von dessen Wasser- und Luftgehalt abhängt, habe ich, wie schon erwähnt, in der mehrfach zitierten Blausäurearbeit geführt.

**Versuch Nr. 16.** Infektionen mit *Trametes radiciperda* (Hart.), (*Polyporus annosus* Fr.).

<sup>1)</sup> Alle diese Pilze, mit Ausnahme der beiden *Stereum*-Arten und *Ag. velutipes*, waren gleichzeitig von Dr. C. Humboldt in unserem Laboratorium kultiviert und zu physiologischen und morphologischen Untersuchungen verwendet worden.



Fig. 5.

Gefälltes Rotbuchenholz, im Laboratorium mit *Agaricus velutipes* infiziert. Das Mycel hat nur das luftreiche „Reifholz“ befallen und gebräunt.

Von meinen noch nicht abgeschlossenen Versuchen mit *Trametes radiciperda*, dem bekannten Parasiten an Wurzeln und unteren Stammteilen der Nadelbäume, habe ich vorläufig zu berichten, daß der Pilz im Sommer 1905 aus Sporen und auch aus befallenen Fichtenholz in Reinkultur gezüchtet wurde, in welcher er die von Brefeld beschriebenen Konidien am Mycel hervorbrachte. In 2 cm starken, durch Erhitzen sterilisierten Nadelholzästen erzeugte die Reinkultur die von Hartig beschriebene, charakteristische Zersetzung in weißen, mit schwarzen Mycelklümpchen durchsetzten Flecken. Schon nach 2 Jahren waren die Holzstücke völlig zermürbt und nur soweit sie im Wasser standen, noch fest und pilzfrei — ein Beweis für das Luftbedürfnis des Pilzes. In wasserfattes, lebendes Splintholz der Tanne, Buche und Fichte wuchs er nicht hinein, doch waren ihm Buchenholzstücke von geringerem Wassergehalt zugänglich und zwar um so leichter, je trockener sie waren. Sein Wachstum erfolgte hier, genau wie wir es bei der Blaufäule beobachtet haben, in der charakteristischen Halbmondform.

#### 4. Infektionen isolierter Sproßteile mit Rindenpilzen.

Wir hatten schon bei den Versuchen der beiden vorigen Abschnitte Anlaß auf das Verhalten der Mycelien in der Rinde zu achten und haben gesehen, daß die Lebensbedingungen in der Rinde für Pilze oft ganz verschieden sind von denen im Holz desselben Sprosses. Wir haben festgestellt, daß manche Pilze, wie *Stereum purpureum* im Holz sehr viel rascher wachsen als in der Rinde und diese oft erst dann befallen, wenn sie die angrenzende Holzpartie schon längst besetzt und getötet haben. Andererseits haben wir bei *Nectria cinnabarina* einen Fall konstatiert (Versuch Nr. 12), wo die Rinde rascher durchwachsen wurde als das benachbarte Holz. Es ging ferner aus den Versuchen, namentlich mit *Valsa sordida* (Versuch Nr. 13) hervor, daß ein hoher Wassergehalt auch die Rinde immunisiert. Das alles weist darauf hin, daß die Beziehungen zwischen Immunität der Rinde einerseits und des Holzes andererseits zum Gesamtwassergehalt des Sprosses verwickelter Natur sind.

Daß auch die Rinde<sup>1)</sup> durch hohen Wassergehalt luftarm und dadurch immun wird, ist nicht so leicht verständlich wie das gleiche im Holz. Es bestehen zwischen beiden Gewebsarten prinzipielle Unterschiede, die in Bau und Funktion begründet sind.

Schwindet flüssiges Wasser aus dem Holzkörper, so hat das unmittelbar eine Luftanreicherung zur Folge. Das verlorene Wasser muß früher oder später durch nachdringende Luft ersetzt werden, denn das Holzgewebe ist ein „starres System“, das bei Wasserentzug nicht einsinken und

<sup>1)</sup> Unter „Rinde“ ist im folgenden, soweit nicht anders bemerkt, dem gewöhnlichen Sprachgebrauch entsprechend, stets die ganze Gewebsmasse außerhalb des Kambiummantels verstanden, sie umfaßt also Bast, primäre Rinde und Rindenstrahlen.

ichwinden kann, solange nicht auch Imbibitionswasser verloren geht. Die Rinde ist dagegen nachgiebig und elastisch, sie kann beim Abtrocknen welken und schrumpfen, d. h. ihr Volumen im ganzen vermindern. Die Rinde unterscheidet sich auch darin vom Holz, daß sie Luft ausschließlich in den Interzellularen führt, während die Zellen selbst hauptsächlich nur von Flüssigkeiten erfüllt und frei von Luftblasen sind. Soweit die Zellen am Leben sind, ist ihre Wand innen vom Plasmasmauch ausgekleidet, der in Vakuolen den Wasservorrat als Zellsaft umschließt. Demnach kann sich die Rinde nur dadurch mit Luft anreichern, daß sich die Interzellularen erweitern und zwar um mehr, als das Schrumpfen des Rinden Volumens beträgt. Das wird eintreten, wenn die Rindenzellen Wasser abgeben, dadurch ihre pralle Form verlieren, erschlaffen. Anderseits werden die Zellen bei Vermehrung des Zellsaftes ihren vollen Turgor annehmen, anschwellen, dadurch die Interzellularen einengen und einen Teil der Interzellularluft austreiben.

Es fragt sich nun, wovon die Aufnahme neuer Zellsaftmengen in die Vakuolen des Zellplasmas abhängt.

Vom Holzkörper wissen wir, daß er vermöge der Struktur und chemisch-physikalischen Beschaffenheit der verholzten Zellwandungen eine starke Saugkraft für Wasser hat. Die Hauptmasse des Holzes besteht aus eigens zur Wasserführung geschaffenen Organen, die teils durch offene Verbindungen, teils durch die für Wasser ungemein leicht durchlässigen Hoftipfel verbunden sind. In der Rinde fehlen solche das Wasser ansaugende und weiterleitende Organe. Zufuhr und Abfuhr von Wasser kann nur auf dem Weg der Diffusion durch die Zellwandungen und die Plasmahaut vor sich gehen. Als Triebkraft für solche Wanderungen von Wasser kommt hier überwiegend die Osmose in Betracht. Erhöht sich die Konzentration der im Zellsaft gelösten osmotisch wirksamen Stoffe in der Rinde, so werden die Rindenzellen dem angrenzenden Holzkörper so lange Wasser entziehen, bis die Saugkraft der Leitungsorgane des Holzes und die osmotische Anziehungskraft der Rindenzellen im Gleichgewicht sind.

Es sind also hauptsächlich 2 einander entgegen arbeitende Kräfte, die den Wasserreichtum der Rinde bestimmen: die osmotische Anziehung der Rinde und die Saugkraft und festhaltende Kraft des Holzkörpers. Die erstgenannte hängt ab von der Menge und dem jeweiligen Zustand der in der Rinde aufgespeicherten Stoffe. Sind diese in gelöster und osmotisch wirksamer Form, z. B. als Zucker, Pflanzensäuren u. s. w. vorhanden, so wird die Rinde saftreicher sein als wenn die Stoffe unlösliche Form haben (Stärke, Fett). Auch die der Osmose entgegenwirkende Kraft, die Saugkraft des Holzes ist nicht konstant, sie wechselt namentlich nach der Spannung der eingeschlossenen Luftblasen. Es hängt also von sehr vielen Einzelfaktoren ab, ob in einem gegebenen Fall das Wasser mehr zur Rinde oder zum Holzkörper strebt und — da der Wassergehalt direkt den Luftgehalt und dieser



die Krankheitsempfänglichkeit bestimmt — ob ein Pilz das Holz oder die Rinde bevorzugt.

Damit wird eine Reihe vorher unflarer, eigener und fremder Beobachtungen verständlicher, doch ist noch nicht alles in dieser, wie wir sehen werden, wichtigen Frage spruchreif. Die folgenden Versuche sollen zunächst einen Beitrag zur Lösung der Frage liefern, wie weit die Empfänglichkeit der Rinde für Rindenpilze vom Gesamtwassergehalt des Sprosses abhängt.

Der geeignetste Pilz zu solchen Untersuchungen ist *Nectria ditissima*, der Erreger des Laubholzkrebesses, der unter allen Halbparasiten der typischste und dabei häufigste und praktisch wichtigste Rindenbewohner ist. Er ist mehr als irgend ein anderer auf langjähriges Leben in der Rinde angepasst und, soviel wir wissen, der einzige eigentliche Krebspilz der Laubhölzer.

Zunächst stellte ich eine Reinkultur her, einmal um jederzeit beliebig reichliches, frisches Infektionsmaterial zu haben, dann um immer mit demselben Stamm zu arbeiten: darauf mußte geachtet werden, weil die Arten der Gattung *Nectria* nach den Perithezien schwer auseinander zu halten sind und deshalb leicht Verwechslungen unterlaufen könnten.

Das Ausgangsmaterial wurde dadurch gewonnen, daß beliebige Buchenbrennholzstücke, die schon von Pilzen durchwachsen und zum Teil weißfaul waren, aufs Geratewohl unter Wasserzugabe in ein Glas gestellt wurden. Bald erschienen auf der Rinde eine Menge von Perithezien von *Nectria ditissima*. Herr Medizinalrat Dr. Nehm, unsere erste Autorität in der Kenntnis der Ascomyceten, hatte die Güte, mir die Bestimmung des Pilzes zu bestätigen. Eine weitere Bestätigung ist das Originalmaterial H. Hartigs in unserer Institutsammlung, das mit meinem Material im wesentlichen übereinstimmt.

Die Askosporen maßen  $(10-13) \times 5 \mu$ . Aus den Askosporen stellte ich Reinkulturen her und zwar um sicher zu gehen, auch solche aus je 1 Spore. Die Mycelien wurden gelb, dann, durch die Unterseite der PetriSchale betrachtet, rotbraun, auf Brot entwickelten sie schmutzig gelbliche, vielfach zu feinen Strängchen verflochtene Fäden. Stellenweise trat auch eine grünliche Farbe im Mycel auf. Bald entstanden in größter Menge fischelförmige, mehrkammerige, große Fusidium-Konidien und daneben kleinere, einzellige Konidien in den verschiedensten Größen bis zur Länge von kaum  $3 \mu$  herab. An der Oberfläche des Substrates, namentlich in Brotkulturen, deren Aufwuchs kollabiert war, verdichtete sich das Mycel zu einem festen, fast knorpeligen Scheinparenchym, auf welchem in außerordentlicher Menge Konidien und später in einigen Kolben auch zahlreiche Perithezien entstanden. Mit diesem reichen Vorrat an Mikro- und Makrokonidien konnten jederzeit leicht Infektionen ausgeführt werden.

Über weitere Einzelheiten der Kulturergebnisse, die von denen Brefeld's<sup>1)</sup> abweichen, sowie über die namentlich von Beck<sup>2)</sup> erörterten, noch ungeklärten systematischen Fragen in der Gattung *Nectria* hoffe ich bei anderer Gelegenheit noch zurückkommen zu können. Vorläufig muß ich mich auf Grund der vorliegenden Versuche mit der Feststellung begnügen, daß von einer Identität des Pilzes mit *Nectria cinnabarina*, wie

<sup>1)</sup> Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie. X. Band. S. 172. Eine Reinkultur des Pilzes wurde auch hergestellt und mit Erfolg zur Infektion verwendet von Sapine (Landwirtsch. Jahrbücher 1892, S. 937).

<sup>2)</sup> Beck in Tharandter forstl. Jahrbuch 1902, S. 161.

Beck vermutet, trotz der Ähnlichkeit der Sporen und der Perithezien keine Rede sein kann. Die beiden Pilze sind im Aussehen der Gesamtkultur, in den Nebenfruchtformen und biologisch grundverschieden. Auch die Perithezien beider Pilze sind von einander wohl unterscheidbar, und selbst wenn sie vollkommen übereinstimmend wären, so hätte das nichts Befremdliches mehr, nachdem ich bei der Askomycetengattung *Ceratostomella* festgestellt habe, daß unter der gleichen Perithezienform sich mehrere Pilzarten mit verschiedenen Nebenfruchtformen und verschiedenem biologischen Verhalten verbergen können.

**Versuch Nr. 17.** Wachstum von *Nectria ditissima* in lebender Rinde und Holz der Rotbuche bei verschiedenem Wassergehalt.

Am 28. Februar 1908 wurden von einer frischgefällten, 10 cm starken, lebenden, berindeten Buchenstange mehrere 7 cm hohe Holzscheiben geschnitten und diese durch Aufspalten in je 4 annähernd gleich große Segmente zerlegt. Diese Segmente dienten als Proben, die, wie es bei den früheren Versuchen beschrieben ist, durch Abtrocknenlassen auf verschiedenen Wassergehalt gebracht wurden. Alle wurden am 3. März mit Konidien von *Nectria ditissima* aus einer Brotreinkultur infiziert und in ein Glas gestellt, das hierauf luftdicht verschlossen wurde. Als Infektionsstellen dienten die Schnitt- und Spaltflächen und zufällige Verletzungen der Rinde. Außerdem wurde die Rinde an einigen Stellen mit der Messerspitze aufgeritzt. Maßnahmen zur Abhaltung fremder Pilzkeime wurden — außer möglichster Reinlichkeit bei allen Operationen — nicht angewandt und wären auch, wie sich erwies, nicht nötig gewesen, da sich die aufgeimpften Pilze sehr üppig entwickelten und fremde Pilze zunächst nicht aufkommen ließen. Nur ein Stück verunreinigte sich mit *Nectria cinnabarina* und wurde ausgeschlossen. Später trat auch mehrfach *Cephalothecium roseum* auf, welcher sehr gemeine Schimmelpilz sich bei solchen Versuchen überhaupt leicht einfindet. Das Luftmycel von *Nectria ditissima* gedieh üppig auf den Wundrändern der Rinde, weniger gut auf dem Holzkörper. Auf den nassesten Proben bildete sich das üppigste Luftmycel. Hier drang es aber nirgends tief ins Innere der Rinde ein, sondern beschränkte sich auf die Wundränder und deren nächste Umgebung, die sich auf 1—3 mm weit bräunte. Die Rinde der trockeneren Stücke wurde ziemlich rasch gebräunt, bei mehreren Stücken von mittlerem Wassergehalt konnte festgestellt werden, daß die Bräunung von den Wundrändern aus vordrang. Doch traten an trockeneren Stücken auch braune Flecken ohne Zusammenhang mit den Infektionsstellen auf.<sup>1)</sup> Das Vordringen der Bräunung erfolgte mit sehr ungleichmäßiger Geschwindigkeit.

Tabelle 5 gibt den Befund wieder, wie er bei einer Revision am 18. April, also 6 Wochen nach der Infektion festgestellt wurde. In Spalte 2 ist das spezifische Gewicht der Proben angegeben, wie es während der Ver-

<sup>1)</sup> Ob auch diese isolierten Flecke auf Pilzangriffe, die in diesem Falle durch die unverletzte Korzhaut hindurch hätten erfolgen müssen, oder auf spontanes Absterben infolge Vertrocknung zurückzuführen sind, war nicht sicher festzustellen und bedarf der Nachprüfung.

suchsdauer bestand. Die Zahlen beziehen sich auf die ganzen Proben, also einschließlich Holz und Rinde. In Spalte 3 ist verzeichnet, auf welche Strecke von den Infektionsstellen aus die Rinde gebräunt war. Wegen der erwähnten Unregelmäßigkeit des Vordringens war es jedoch schwer, bestimmte Zahlen anzugeben. Die mitgeteilten Ziffern bezeichnen Durchschnittswerte, auf deren absolute Genauigkeit ich nicht allzuviel Gewicht legen möchte. An

Tabelle 5. Mycelwachstum von *Neetria ditissima* in lebender Buchenrinde.

Probe Nr.	Spez. Gewicht	Bräunung der Rinde nach 6 Wochen mm	Ausdehnung der Konidienstromata mm
1	1,11	1—3	0
2	1,10	1—3	0
3	1,05	7	0
4	1,03	3—15	0
5	0,99	7	0
6	0,92	7	0
7	0,91	16	0
8	0,91	20	0
9	0,88	30	16
10	0,86	Ganze Rinde braun, Bräunung mindestens 30 mm weit vorgebrungen.	15
11	0,82		—
12	0,81		10—15
13	0,80		10
14	0,79		?

Stellen, wo die Rinde schon längere Zeit getötet war, durchbrachen Konidienstromata mit den von den Autoren beschriebenen Fusidium-Konidien das Periderm. Spalte 4 der Tabelle gibt an, auf welche Entfernung von den Wundstellen aus die Rinde von diesen Gebilden besetzt war.

Der Vergleich dieser Daten zeigt unzweifelhaft:

1. Daß die Rinde der schwersten, weil wasserreichsten Proben für den Pilz auch bei sechswöchiger Einwirkung unter den günstigsten Verhältnissen (im Feuchtraum) fast ganz unzugänglich ist.

2. Daß in stark abgetrockneten Stücken der Pilz rasch zur vollen Entwicklung kommt;

3. Daß in halbtrockenen Stücken das Eindringen des Pilzes zwar gehemmt, aber doch ermöglicht ist.

Beim spezifischen Gewicht von 0,92 (Nr. 6) war das Pilzwachstum noch nicht rascher als bei 1,05 spez. Gew. (Nr. 3). Bei einer ganz wenig stärkeren Abtrocknung sehen wir die Wachstumsgeschwindigkeit plötzlich emporschnellen. Das Optimum dürfte bei etwa 0,88 spez. Gew. liegen.



Von Interesse war auch das Verhalten des Mycel zum Holzkörper. Im vorliegenden Versuch gedieh das Luftmycel, wie erwähnt, auch auf der Oberfläche des Holzes. Soweit es auch ins Innere des Holzes eindrang, verursachte es eine tiefbraune Färbung. Es wurde namentlich auf das Vordringen des Mycel in radialer Richtung, von der befallenen Rinde aus, geachtet. An den Holzproben Nr. 1—7 (spez. Gew. 1,11—0,91) war der Pilz nach 6 Wochen von der Rinde aus ins innere Holz nicht eingedrungen. Das Holz hatte unter der Rinde durchweg seine naturweiße Farbe bewahrt und auch von den Schnitt- und Spaltflächen aus war es nur auf wenige mm eingedrungen. In den trockeneren Proben war dagegen eine 3—15 mm betragende Bräunung des Holzkörpers von der Rinde aus eingetreten. Eine klare Gesetzmäßigkeit in der Abhängigkeit vom Trockenheitsgrad war aber innerhalb dieser Grenzen nicht sicher festzustellen.

**Versuch Nr. 18.** Wachstum von *Nectria ditissima* in toter Buchenrinde von verschiedenem Feuchtigkeitsgrad.

Mit dieser zweiten Versuchsreihe sollte festgestellt werden, ob die Lebendigkeit der Rindenzellen ohne allen Einfluß auf die Geschwindigkeit des Pilzwachstums ist, und ob einzig der Wasser- und Luftgehalt entscheidet. Zu diesem Zweck wurde der vorige Versuch gleichzeitig auch an Holzstücken ausgeführt, die durch Erhitzen auf 90—95° abgetötet worden waren. Im übrigen war die Versuchsanordnung der vorigen gleich. Der Versuch lehrte in der Tat, daß auch in der toten Buchenrinde das Mycel bei hohem Wassergehalt auf die Wundränder und ihre nächste Umgebung beschränkt bleibt, daß dagegen trockenere, also luftreichere Proben rasch durchwachsen werden.

Diese Konstatierung war allerdings nicht so leicht und einfach wie bei dem analogen Versuch mit Blaufäule, weil die Gewebe bald nach dem Abtöten eine braune Farbe annahmen, die der durch Pilzmycel verursachten sehr ähnlich war. Es wurde deshalb hauptsächlich auf das Auftreten der Konidienstromata als Mittel zum makroskopischen Nachweis des fortschreitenden Mycelwachstums geachtet. Diese Konidienstromata traten an den Proben dieser Versuchsreihe in etwas anderer Form auf als beim vorigen Versuch. Während dort die Stromata an einzelnen Punkten das Periderm durchbrachen und sich dann mit *Fusidium*-Konidien bedeckten, wurde hier das Periderm von den Stromata in der Regel nicht durchbrochen, sondern in größeren, zusammenhängenden, papierdünnen Lappen von der Rinde abgehoben. Die Stromata erreichten eine bedeutende Länge, bis zu  $\frac{1}{2}$  cm und wurden so zu förmlichen Säulen, auf denen das abgehobene Periderm ruhte. Diese Abweichung vom normalen erklärt sich wohl dadurch, daß durch das Erhitzen die Phellogenschicht gelockert und erweicht wurde, so daß sich die Korkhaut leicht von der Rinde lösen konnte.

Bei der Revision am 18. April war der Pilz auf diese Weise nur

in den Holzstücken ausgebildet, die ein spez. Gew. von 0,91 und weniger hatten, die schwereren, also nasseren Stücke zeigten irgendwelche Pilzbildungen nur auf den Wundrändern. (Tabelle 6.)

Tab. 6. *Nectria ditissima* in toter Buchenrinde.

Probe Nr.	Spezif. Gewicht	Ausdehnung des Auftretens der Konidienstromata
1	1,07	0
2	1,05	0
3	1,02	0
4	0,96	0
5	0,91	0
6	0,91	überall
7	0,91	fast überall
8	0,84	fast überall
9	0,80	15 mm

Im ganzen hatte man den Eindruck, daß der Pilz auf den toten Stücken *ceteris paribus* etwas besser gedieh als auf den am Leben belassenen. Das Luftmycel war üppiger, die Konidienstromata länger und dichter und die später auftretenden Perithezien zahlreicher. Vermutlich werden durch das Erhitzen gewisse Nährstoffe in eine leichter aufnehmbare Form übergeführt.<sup>1)</sup> In der Hauptsache aber, im Maß des Vordringens ins Innere, stimmten die beiden Versuchssreihen gut überein.

Im Holzkörper wurde das Vordringen des Pilzes bei diesem Versuch nicht festgestellt, weil das nur durch mikroskopische Untersuchung mit bedeutendem Zeitaufwand möglich gewesen wäre.

Nach Abschluß des Versuches wurden sämtliche Proben durch längeres Eintauchen in Wasser stark angefeuchtet, worauf im Feuchtraum sehr bald an allen vom Pilz befallenen und gebräunten Stellen Perithezien in großer Zahl auftraten. Sie saßen zumeist auf den Konidienstromata in dichten Häufchen, aber auch außerdem einzeln ohne Stromabildung auf der Rinde und auf der Holzoberfläche.

**Versuch Nr. 19.** Immunität wasserreicher und Empfänglichkeit wasserarmer Sprosse von *Ulmus montana* und *Fagus silvatica* gegen *Nectria ditissima*.

<sup>1)</sup> Wie z. B. nach v. Tubenfs und meinen Versuchen die Stärkekörner der Kartoffel erst durch Kochen und Verkleistern für gewisse Pilze aufnehmbar werden. (Hartig-v. Tubenf, Der echte Hausschwamm, S. 53, Münch, Die Blausäule des Nadelholzes, diese Zeitschr. 1908, S. 304.)

Während bei den beiden vorigen Versuchen die Abhängigkeit des Mycelwachstums vom Wassergehalt nur soweit hervortrat, daß die wasserreichsten Proben nur sehr langsam, die wasserärmeren Proben aber mit zunehmender Geschwindigkeit durchwachsen wurden, zeigte sich bei diesen Versuchen mit Zweigen von *Ulmus montana* und *Fagus silvatica*, daß durch vollkommene Wasserfüllung auch eine absolute Immunität des Gewebes erreicht werden kann. Solche Versuche wurden in mehrmaliger Wiederholung und stets mit dem gleichen Ergebnis an Duzenden von Zweigen angestellt. Stets fand sich, daß wenigstens stärkere, etwa fingerdicke Zweige der beiden Holzarten, die man nach dem Abschneiden sofort mit dem unteren Ende in Wasser stellt, ungeeignet sind, den Pilz zu ernähren. Sie bleiben im Innern der Rinde pilzfrei, selbst wenn man größere Mycelportionen mit Nahrungsbeigabe auf die Schnittflächen bringt. Das Mycel wächst dann eine Zeit lang in die Luft, dringt aber in die Rinde nicht ein. Es greift selbst die jungen, aus dem Kambium hervortretenden Kalluswülste nicht an. Erst nach mehreren Wochen begann in einigen Fällen eine sehr langsam fortschreitende Zersetzung der Wundränder. So blieb, um nur ein Beispiel herauszugreifen, ein in Wasser in einem verschlossenen Glas stehender mehrjähriger Ulmenzweig vom 21. Juli bis zum 6. August einschließlich der auf den Schnittflächen entstehenden Kalluswülste völlig lebend und grün, obwohl die Infektion zweimal mit Konidien und wuchskräftigem Mycel erneuert wurde. Dagegen werden alle Zweige dieser Holzarten, wenn sie nur wenig Wasser verloren haben, leicht und ziemlich rasch vom Pilz befallen und in Holz und Rinde durchwachsen. An solchen Zweigen schlug die Infektion kein einziges Mal fehl. Regelmäßig bildete sich an den Infektionsstellen ein weißes, langfädiges Luftmycel, die Rinde und auch der Holzkörper bräunte sich und die Bräunung schritt um ungefähr 1 cm in der Woche vor. Eine stufenweise Zunahme der Wachstums geschwindigkeit mit zunehmender Trockenheit konnte nicht festgestellt werden. Vielleicht trug dazu bei, daß bei den darauf gerichteten Versuchen nicht alle Mittel angewendet wurden, um den Wassergehalt der Zweige konstant zu erhalten, wodurch es kam, daß die trockeneren Zweige Wasser an sich zogen und die nassereren Wasser verloren.

Immun waren auch Buchenzweige, die im Mai nach Laubausbruch und im Juni abgeschnitten und ohne Wasserzugabe sofort, also bei ihrem natürlichen Wassergehalt ins Glas gestellt und vor Abtrocknung geschützt wurden. Diese über 1 cm starken Zweige blieben 2—3 Wochen lang unverfehrt.

Nicht vollkommen immun erwiesen sich dagegen einjährige Zweige von *Ulmus montana*, auch wenn sie in Wasser standen und möglichst vor Wasserverlust geschützt waren. Sie ließen sich sogar leicht ohne jede Verletzung durch bloßes Bestreichen der Rinde mit Sporen infizieren. Die Infektion kann demnach bei einjährigen Ulmenzweigen auch durch die unver-



letzte Rorkhaut hindurch erfolgen.<sup>1)</sup> Eine Infektion durch die Lentizellen hindurch hat schon Goethe (l. c.) an Apfclzweigen festgestellt, ähnlich auch Lapine.<sup>2)</sup>

Aus den infizierten Zweigen kamen bald an den befallenen Stellen Fusidium-Konidienpolster zum Vorschein. Die Zweige hatten dann genau das Aussehen der Fig. 1 nach Willkomm.<sup>3)</sup> Nach einigen Wochen traten, zumeist am Fuß der Konidienbüschel, Perithezien auf, die sich durchaus normal entwickelten und Askosporen entließen. Die Perithezien saßen jedoch nicht immer auf einem Stroma, sondern kamen auch an anderen Stellen der Rinde und auch des Holzes einzeln zum Vorschein. Feuchtigkeit des Substrates und der Luft förderte ihre Entwicklung, soweit sie nicht das Mycelwachstum überhaupt unmöglich gemacht hatte. Schließlich waren die ganzen infizierten Zweige von hunderten von Perithezien übersät.

Der von mehreren Autoren erwähnte rosettenförmige Wuchs der Fusidium-Konidienbüschel trat auch in meinen Kulturen auf.<sup>4)</sup>

Das Mycel wuchs auch im Holzkörper der befallenen Zweige und zwar gewöhnlich mit der gleichen Geschwindigkeit wie in der Rinde, manchmal auch langsamer. Die von Hartig<sup>5)</sup> zu weiterer Untersuchung empfohlene Frage, ob die Pilzfäden in den Gefäßen des Holzes rascher als in der Rinde wachsen und von innen heraus die Rinde infizieren, ist von mir beachtet worden, doch habe ich einen solchen Fall nicht beobachten können.

Bemerkt sei noch, daß Infektionen im Freien an lebenden Bäumen Ende April und im Juli völlig erfolglos blieben, wie nach dem Ausfall der Versuche an abgetrennten Zweigen nicht anders zu erwarten war. Die Verletzungen vernarbten sehr bald unter Wundorkbildung. Infektionen lebender Bäume können nur dann Erfolg haben, wenn der Wassergehalt geringer ist als zu dieser Jahreszeit.

Es erübrigt noch eine Beobachtung anzuführen, durch die ich eine im Jahre 1880 gemachte Beobachtung Hartigs richtig deuten zu können glaube. Die Rinde der vom Mycel durchwachsenen Ulmenzweige zerfiel bei meinen Objekten zu einem grünlichen, gemüseähnlichen Brei, in welchem sich die Zellen voneinander getrennt hatten. Die Rinde

<sup>1)</sup> Allerdings waren die von mir verwendeten Ulmenzweige nicht vollkommen intakt, sondern von einer Cifade (*Typhlocyba ulmi* nach gütiger Bestimmung durch Herrn Dr. Jacobi in Dresden) befallen, die ihre Eier in die Rinde der einjährigen Zweige gelegt hatte. Die kleinen Rindenverletzungen, in denen die Eier saßen, waren schon durch Wundork abgetapfelt, doch ist es möglich, daß dieser Wundork einen geringeren Schutz bot als normaler Kork und daß deshalb die Infektion nur durch die Verletzungen ermöglicht war.

<sup>2)</sup> Lapine, Zum Krebs der Apfclbäume in Landwirtsch. Jahrb. 1892, S. 937 ff.

<sup>3)</sup> Willkomm, Die mikroskopischen Feinde des Waldes. I. Heft. Tafel V.

<sup>4)</sup> Und zwar in feuchter Luft, also nicht, wie Beck annimmt, erst infolge Abtrocknung der Konidienbüschel.

<sup>5)</sup> Vergl. Abschnitt IV, 2.

bot so ein Bild, wie es Hartig für die vom Pilz zerfetzte Buchenrinde abgebildet hat.<sup>1)</sup> Hartig beschreibt in diesem Gewebe äußerst kleine Konidien, die von spitzen Hyphenendigungen abgeschnürt werden und sich bakterienartig verhalten. Hartig betrachtete sie als Konidien, weil er ähnliche Gebilde auch an freigewachsenem Mycel sah. Letztere wuchsen zu Mycel aus. Ich konnte aber solche im Innern des Gewebes auftretende Konidien und Konidienträger nicht feststellen, fand dagegen in der Ulmenrinde regelmäßig eine große Zahl von Bakterien, zumeist im Zustand der Plasmoptyse, die in diesem Zustand sehr den Formen gleichen, die Hartig in Fig. 19 a, Taf. VI, als keimende, sehr kleine Konidien abbildet. Plasmoptyse nennt man einen bei manchen Bakterien zuweilen vorkommenden Zustand, in welchem das Plasma an einem Ende austritt und zu einer runden Blase anschwillt. Diese Erscheinung wurde von Fischer entdeckt und von (Sarbowski<sup>2)</sup> als pathologische, bei Ernährungsstörung auftretende Mißbildung bezeichnet. — Die fragliche Angabe Hartigs ist auch von Brefeld bezweifelt worden.

### **Versuch Nr. 20. Infektion von Blättern und krautigen Trieben mit *Nectria ditissima*.**

Dieser Versuch bildet eine Wiederholung der Versuche Hartigs<sup>3)</sup> und Goethes<sup>4)</sup>, ob der Pilz auch Blätter und junge, krautige Triebe infizieren könne.

Am 16. Juni wurden Zweige von *Ulmus montana*, *Fagus silvatica* und *Carpinus Betulus* mit zweijährigen, einjährigen und heurigen Trieben und mit Blättern, die teils ausgewachsen, teils noch in der Entfaltung begriffen waren, vom Baum geschnitten, mit Wasser besprüht, das Konidien von *Nectria ditissima* suspendiert enthielt und dann in ein Glas mit etwas Wasser gestellt, in welchem jede Abtrocknung mehrere Wochen lang verhütet war. Ebenso wurden ähnliche Zweige mit sporenfreiem Wasser behandelt.

Die Infektion gelang gut an Ulme und Buche, weniger gut an Hainbuche. Die Blätter starben zumeist von den Blattrippen her ab, die jungen krautigen Triebe später ebenfalls und auch die einjährigen, verforkten Triebe wurden zum Teil in der Rinde getötet.<sup>5)</sup> Auf allen toten Stellen traten Sichelkonidien und vielfach auch Perithezien auf. Es währte jedoch trotz der sehr günstigen Infektionsbedingungen über eine Woche, bis der Erfolg eintrat. Auch die nicht infizierten Blätter starben unter Schimmelpilzbildung (namentlich *Botrytis*) ab, zum Teil auch die krautigen Triebe, doch war der Erfolg hier etwas weniger rasch und vollständig, als im infizierten Glas. Das Absterben der Blätter war in beiden Fällen nicht allein auf Pilzwirkung zurückzuführen, sondern zum Teil auch auf „Dunkelschütte“, die nicht zu ver-

<sup>1)</sup> Untersuchungen a. d. forstbotan. Institut in München I. Taf. VI. Fig. 16.

<sup>2)</sup> Sarbowski, L., Inhaltsänderung und Plasmoptyse im Archiv für Protistenkunde, 9. Bd., 1907, S. 53.

<sup>3)</sup> Untersuchungen an dem forstbotanischen Institut in München, 1880, I. S. 118.

<sup>4)</sup> H. Goethe, Weitere Mitteilungen über den Krebs der Apfelbäume, in Landwirtsch. Jahrbücher, Berlin 1880, S. 843.

<sup>5)</sup> Als eine Bestätigung der Angabe Goethes, daß die Keimnischläuche auch ohne Verletzung durch das Periderm hindurch infizieren, wenigstens an einjährigen Trieben. Meine früheren Versuche (Nr. 19) hatten dies nicht einwandfrei erwiesen.

meiden war. Zum Teil vergilbten die Blätter und fielen ab, ehe Pilzeinwirkung zu bemerken war.

**Versuch Nr. 21.** Geschwindigkeit der Ausbreitung des Lärchenkrebses bei verschiedenem Wassergehalt des Sprosses.

Am 27. Mai wurde ein unten 5 cm starkes Lärchenstämmchen, das mit zahlreichen Krebsstellen bedeckt war, gefällt. Die vielen, großen Krebsstellen hätten voraussichtlich noch in diesem Jahr das schon kränkelnde Stämmchen getötet. Am nächsten Tag wurde der Stamm in 20–30 cm lange Stücke zerlegt, deren jedes einen Krebs enthielt. Die Grenzen zwischen der gebräunten und der grünen Rinde wurden genau festgestellt und mit Fettsift bezeichnet.

Ein Stück wurde mit der unteren Schnittfläche in Wasser gestellt und in einem verschlossenen Glas gehalten. In diesem Stück machte die Bräunung der Rinde nicht die geringsten Fortschritte, sieben Wochen darnach war die Rinde, soweit sie ursprünglich gesund war, noch grün.

Ein weiteres Stück wurde mit seinem vollen Wassergehalt, aber ohne Wasserzugabe, die übrigen in verschiedenen Graden der Abtrocknung in verschlossenen Gläsern gehalten. In allen diesen Stücken griff die Bräunung der Rinde von der Krebsstelle aus um sich, und zwar umso rascher, je trockener das Stück war. Nach sieben Wochen, als die in Wasser stehende Probe noch grün war, waren die trockneren längst tot, das Stück mit unvermindertem Wassergehalt zum Teil noch grün. An einem, um 14% seines Gewichtes abgetrockneten Stück hatte die Bräunung schon während des Abtrocknens um sich gegriffen und war nach acht Tagen um durchschnittlich 1 cm vorgeedrungen.

Bei der Ungleichmäßigkeit, mit der die Bräunung an verschiedenen Stellen vordrang, war es nicht angängig, genauere Zahlenangaben zu sammeln. Störend war auch, daß Bräunungen auch von den Schnitt- und andern Wundflächen ausgingen, die wohl auf Sporeninfektion oder auf Schimmelinwirkung zurückzuführen waren.

Um klarere Ergebnisse zu gewinnen, wurde der Versuch an gesunden Lärchenstücken durch Infektion mit einer inzwischen hergestellten Reinkultur wiederholt. Doch verlief dieser Versuch vorerst, infolge unvorhergesehener Störungen, noch ergebnislos. Wenn auch die zu prüfende Hauptfrage, ob Wassersättigung Immunität und Wasserarmut Empfänglichkeit zur Folge hat, gelöst zu sein scheint, so wäre doch eine Nachprüfung und Erweiterung des Versuches erwünscht.

## 5. Weitere Laboratoriumsversuche über den Sauerstoffbedarf der Pilze.

Wie wir sahen, hat sich aus allen, in diesem Kapitel beschriebenen Laboratoriumsversuchen übereinstimmend mit Sicherheit ergeben, daß ein bestimmtes Minimalquantum an Luft im Innern des Gewebes eingeschlossen sein muß, wenn das Gewebe von Pilzfäden durchwachsen werden soll. Die

Luft muß also am Orte des Verbrauches vorhanden sein, sie kann durch die Mycelien nicht etwa von außen nach innen transportiert werden und es genügt nicht, daß nur ein Teil des Mycels mit Luft in Berührung kommt: jeder Mycelteil, vielleicht sogar jede Zelle, muß sich selbst mit Luft versorgen. Ist aber im Innern des Holzes einmal eine bestimmte Luftmenge vorhanden, so bedarf es keiner weiteren Luftzufuhr, z. B. durch Diffusion, um das Eindringen des Mycels mit tödlicher Wirkung zu ermöglichen. Der Gasaustausch durch die Diffusion spielt offenbar nur dann eine erhebliche Rolle, wenn er durch Wechsel des Wassergehaltes gefördert wird. Dann dehnen sich die eingeschlossenen Luftblasen aus und kommen unter negativen Druck, oder sie werden zusammengepreßt, je nachdem Wasser abgegeben oder aufgesogen wird. Es wird dann im einen Falle frische Luft auf dem Wege der Diffusion eingesogen, im andern Fall verbrauchte Luft ausgepreßt. Auch Temperaturdifferenzen werden, wenn auch in geringerem Maße, so wirken. Bleiben dagegen Wassergehalt und Temperatur stationär — wie bei unsern Versuchen und in der Natur in der Regel annähernd —, so geht die Diffusion sehr viel langsamer. Sie wird zwar auch dann nicht ganz unterbleiben, zumal da der Gasaustausch durch die Interzellularen der Markstrahlen, die als offene Kanäle vom Kern bis zur Stammoberfläche ziehen, wesentlich unterstützt wird. Jedenfalls aber ist der Gaswechsel dann so gering, daß unsere Pilze keinen merklichen Vorteil daraus ziehen können, wenigstens werden sie nicht zum Eindringen angeregt.

Daß ein solcher Gasaustausch bei stationärem Wassergehalt für den Pilz auch gar nicht nötig ist, wenn einmal ein bestimmtes Luftquantum im Holzinne eingeschlossen ist, daß vielmehr der Pilz allein mit der eingeschlossenen Luftmenge auskommen und wachsen kann, zeigt folgender Versuch.

**Versuch Nr. 22.** *Ceratostomella pini* in Holz, das von der Außenluft abgeschlossen ist.

Ein halbtrockenes Stück Kiefernholz wurde mit *Ceratostomella pini* infiziert und nach einigen Tagen, als das Mycel einige mm weit ins Innere gedrungen war, durch kurzes Eintauchen in flüssiges Siegelack von der Außenluft abgechlossen. Der Pilz war dann vollständig auf den Luftvorrat im Innern angewiesen. Nach 6 Wochen wurde das Holzstück aufgespalten und erwies sich dabei in der Tat als fast vollkommen blau, d. h. von den Pilzstäben durchzieht. Schon dieser Versuch ist hinreichend beweisend, daß der Pilz nur von der eingeschlossenen Binnenluft lebt und von der Außenluft keinen Vorteil zu ziehen braucht.<sup>1)</sup>

Der Versuch wurde weiter auszudehnen versucht auf mehrere Holzproben mit asaccharitem, genau bestimmtem Luftgehalt. Dabei wurde als Einschlußmittel Paraffin verwendet. Diese Substanz erwies sich aber als ungeeignet, sie wurde von den Pilzen, insbesondere den Mercurienartigen Säulen von *Cer. pini* durchwachsen und sie scheint außerdem nicht wasserdampfdicht abzuschließen.



Außerdem geht aus den Versuchen hervor, daß in annähernd wasser-satttem Holz weder die auch hier noch vorhandene, in Bläschenform eingeschlossene, noch viel weniger die im Gewebswasser gelöste Sauerstoffmenge genügt, um den Pilz zum Eindringen zu veranlassen. Es ist das um so merkwürdiger, als man doch erwarten sollte, es könnten bei Sauerstoffarmut wenigstens einzelne, spärliche Fäden in langsamem Wachstum eindringen und sich, einmal im Innern angelangt, langsam, in dem Maße als sich die verbrauchte Luft durch Diffusion erneuert, ausbreiten und schließlich auch tödlich wirken. Das war aber, wie gesagt, nirgends zu bemerken. Die Mycelien verhielten sich vielmehr bei einem bestimmten Minimalquantum von Luft dem Gewebe gegenüber vollkommen indifferent, so daß sich der Gedanke aufdrängte, daß die Mycelien einem sauerstoffarmen Substrat gegenüber überhaupt nicht positiv chemotropisch reagieren oder selbst abgestoßen würden.<sup>1)</sup> Besonders auffallend war das in den Fällen wo einzelne Gewebsteile, offenbar wegen Sauerstoffarmut, pilzfrei blieben, während andere, benachbarte durchwachsen wurden.

\* \* \*

In Kapitel 1 ist schon angedeutet, daß bezüglich der Fähigkeit in luft-armes Gewebe und Substrat einzudringen ein Pilz, *Agaricus melleus*, eine Ausnahme zu machen scheint. Dieser Pilz ist durch hochorganisierte Leitungsbahnen, die Rhizomorphen, ausgezeichnet, die in ähnlicher Vollkommenheit nur bei ganz wenigen Pilzen, wie dem echten Hausschwamm, bekannt sind. Die Rhizomorphen von *Agaricus melleus* können auch in sehr luftarmes Substrat eindringen, und hier mit großer Geschwindigkeit wachsen. Schon in Brefelds Kulturen wuchsen sie tief in Flüssigkeiten hinein und ich kultivierte Rhizomorphen von wenigstens 20 cm Länge, im Innern der Nährgelatine, die sich in vielfach gewundenem Verlauf 10 cm von der luftpendenden Oberfläche entfernten, während die Mycelien anderer Pilze auf der Gelatine nur oberflächliche Häute bilden, oder nur ganz wenig eindringen.

Das Wachstum der Rhizomorphen von *Agaricus melleus* im Innern luftarmen Substrates wird dadurch ermöglicht, daß die mit der Außenluft

<sup>1)</sup> Trifft das zu, so ist vielleicht die folgende Erklärung anzunehmen: die Mycelien werden von dem Sauerstoff der Außenluft, durch „Aerotropismus“, mehr angezogen als von den chemischen Bestandteilen des Substrates. Wird der nach außen wirkende aerotropische Reiz durch Luftbereicherung des Substrates vermindert, dann nur die Differenz der von beiden Seiten einwirkenden Sauerstoffmenge bestimmt die Richtung des aerotropischen Wachstums, — so überwiegt die chemotropische Anziehung des Substrates und der Pilz dringt ein. Leider sind die Untersuchungen der Physiologen über den Chemotropismus der Pilzfäden nicht so weit gediehen, daß darin ein sicheres Urteil möglich wäre. Insbesondere fehlt es noch an Untersuchungen über die Intensität des aerotropischen Reizes.

in Berührung stehenden Mycelteile Luft aufnehmen und diese durch die Rhizomorphen zur Bedarfsstelle geleitet wird. Die Rhizomorphen haben also allein die Fähigkeit des Lufttransportes, die wir bei anderen Pilzen vergebens gesucht haben. Zum Beweis diene folgender Versuch.

**Versuch Nr. 23.** Verhalten von *Agaricus melleus* in luft-armem Substrat.

Zwei Reagenzgläser wurden etwa zur Hälfte mit Nährgelatine gefüllt und diese nach dem Erstarren mit *Agaricus melleus* beimpft. Auf der Oberfläche bildete sich ein erst weißes, dann braunes Luftmycel, dann entstanden auch Rhizomorphen, die zum Teil in die Luft wuchsen, zumeist aber in die Gelatine eindrangten. Als die Rhizomorphen einige cm lang waren, wurde die eine der Reagenzröhren mit Wasser aufgefüllt und mit Paraffin verschlossen. Nun hörte das Wachstum der Rhizomorphen sofort auf. Die Rhizomorphenspitzen verlängerten sich um keinen Millimeter mehr, indeß in der Vergleichsröhre Wachstumsleistungen von 15–18 mm pro Tag gemessen wurden. Nach einigen Tagen wurde der Paraffinpstopf wieder entfernt und das über dem Mycel stehende Wasser abgegossen. Die Rhizomorphen erwiesen sich jetzt zum großen Teil als abgestorben. Sie nahmen das Wachstum nicht wieder auf und schrumpften an den am tiefsten in der Gelatine steckenden Stellen vollständig ein. Die 3–4tägige Unterdrückung der Atmung des Luftmycels hatte genügt, sie ersticken zu lassen. Dagegen begann sich das Luftmycel jetzt zu regenerieren und nach 10 Tagen traten an der am Leben gebliebenen Basis der Rhizomorphen neue Rhizomorphen auf.

Der gleiche Erfolg, nämlich plötzlicher Stillstand im Wachstum der Rhizomorphen, wurde bei einem weiteren Versuch erzielt durch leichtes Benetzen des Luftmycels in der Weise, daß es einen Moment unter die Oberfläche der verflüssigten Gelatine getaucht wurde. Die Fäden des Luftmycels waren dann mit einem dünnen Flüssigkeitshäutchen überzogen und verklebt. Auch in diesem Fall hörte sofort jedes Spitzenwachstum der Rhizomorphen auf: an dem Luftgehalt des Substrates hatte sich hier offenbar nichts geändert. In einem dritten Fall wurde die Luftversorgung dadurch unterbrochen, daß eine Rhizomorph mit der Scheere an ihrer Basis durchgeschnitten wurde. Auch in diesem Fall verlängerte sich die vorher reichwüchsige Rhizomorph um keinen halben Millimeter mehr. Dagegen blieb es ohne Einfluß, als eine Kultur einen Tag lang Formalindämpfen ausgesetzt wurde.

Diese Fähigkeit der Rhizomorphen, den vom Luftmycel aufgenommenen Sauerstoff fortzuleiten und zu verarbeiten wird offenbar durch ihre eigentümliche Struktur ermöglicht, die von De Bary<sup>1)</sup> und H. Sartig<sup>2)</sup> genau beschrieben ist. Hier sei nur auf den großen Reichtum an großen, luftführenden Interzellularen hingewiesen, durch den sich namentlich die „Rhizomorpha

<sup>1)</sup> De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze u. S. 22 ff. Leipzig 1868.

<sup>2)</sup> Sartig, Wichtige Krankheiten der Waldbäume. 1874. S. 16.

subcorticalis“ auszeichnet. Dieses Gebilde verrät schon dem unbewaffneten Auge einen hohen Luftgehalt durch die schneeweiße Farbe seines inneren Gewebsteiles.

Ähnlich wie in flüssigen und halbfesten Nährböden, so ist der Pilz auch im festen Gefüge des Holzes von dessen Luftgehalt unabhängig.

So wurden bleistift- bis fingerdicke Kiefernholzstücke, die durch Erhitzen mit Wasser sterilisiert und dabei natürlich sehr luftarm geworden waren, in künstlicher Reinkultur von dem Mycel durchwachsen, während alle übrigen Pilze, wie wir sahen, nur auf und nahe an der Oberfläche gediehen. Dieses Mycel hatte eine sehr merkwürdige Struktur, die auch von Hartig<sup>1)</sup> beschrieben ist. Es besteht aus braunwandigen, weiten, blasenförmigen Zellen, die das Lumen der Holzorgane füllen. Es hat mikroskopisch eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Querschnitt der Rhizomorphen und kann meines Erachtens wohl als Fortsetzung der Rhizomorphen ins Innere des Substrates angesehen werden. Es ist anzunehmen, daß auch dieses Gewebe den Lufttransport und damit ein Gedeihen im saftreichen Stamm ermöglicht.

Es sind also bei *Agaricus melleus* zwei physiologische Funktionen, nämlich Sauerstoffaufnahme und Nährstoffassimilation getrennt und an eigens ausgebildete Organe verteilt, eine Arbeitsteilung und Gewebedifferenzierung, die bei andern Pilzen, jedenfalls bei unsern Holzpilzen nach unseren Kenntnissen nicht vorkommt.

Für unser Thema hat das die Bedeutung, daß die Empfänglichkeit der Bäume für diesen Pilz nicht wohl in hohem Luftgehalt bestehen kann. Worin es begründet ist, daß gewisse Holzarten, Individuen, Standorte, Altersklassen und Gesundheitsverhältnisse dem Pilz den Parasitismus besonders erleichtern, oder erschweren, dies zu beurteilen fehlt vorerst jeder Anhalt.

\*                      \*

Eine weitere Beobachtung, die hier Platz finden möge, betrifft die Fähigkeit der Holzpilze, sich von der Sauerstoffzufuhr unabhängig zu machen durch fakultativ anaerobe Lebensweise.

Werden durch normale Atmung Kohlenhydrate oder Stoffe von ähnlicher Zusammensetzung vollständig zu Kohlensäure und Wasser verbrannt, so entstehen bekanntlich annähernd ebensoviel Raumteile Kohlensäure, als Sauerstoff verbraucht wurde. Die Gasmenge ändert deshalb nicht wesentlich ihr Volumen. Nun können aber viele Organismen, auch Pilze, wenigstens eine Zeit lang ohne Sauerstoffzufuhr leben und das Substrat zerspalten unter Bildung von Kohlensäure und einem andern, weniger hoch oxydierten Körper, z. B. Alkohol oder organischen Säuren. Die Hefenpilze mit ihrer als Gärung bezeichneten Stoffzersehung sind das bekannteste Beispiel. Da in diesem

<sup>1)</sup> Hartig, die Zersetzungserscheinungen des Holzes, Tafel XI Fig. 3 u. f.

Fälle Gase, (nämlich Kohlensäure) entstehen, ohne daß ein gleiches Volumen eines anderen Gases (nämlich Sauerstoff) absorbiert wird, so vermehrt sich die Gasmenge des Kulturgefäßes, kommt dadurch in Spannung und übt einen Druck auf die Wände des Glases aus. Aus dem Zustandekommen eines solchen Druckes bei beschränkter Sauerstoffzufuhr kann man daher mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine halbaerobe Ernährungsweise eines Organismus schließen.

Solche Gasentwicklungen unter Überdruck treten aber bei den Holzpilzen, die uns hier beschäftigen, regelmäßig auf wenn sie in Sauerstoffmangel kommen. Namentlich an Reinkulturen von *Schizophyllum commune* und *Stereum purpureum* konnte ich das mehrfach sehr deutlich beobachten, so einmal an Brotkulturen von *Schizophyllum commune* in Erlenmeyerskolben. Ich hatte diese Gläser mit Gummikappen verschlossen, um durch Sauerstoffabschluß die Entwicklung des Pilzes zu hemmen. Der Erfolg war aber anders. Die Gummikappen blähten sich auf und fuhren schließlich mit Knall samt dem Wattepfropf bis zur Zimmerdecke in die Luft. Die entweichenden Gase rochen stark nach jungem Wein, also nach Alkohol und Säuren, auch käseähnliche Gerüche wurden bemerkbar. Dagegen waren Kulturen des Pilzes, denen durch Abnehmen des Pfropfes reichlich Luft zugeführt wurde, geruchlos.

Um den dabei erzeugten Gasdruck zu messen, setzte ich einer solchen Kultur ein Quecksilbermanometer auf. Das Quecksilber stieg rasch und überschritt nach einem halben Tag die Höhe von 30 cm und bei der nächsten Revision war der Kolben zersprengt. In jungen, eben erst beimpften Brot- und Holzkulturen waren dagegen in den ersten Tagen negative Gasdrücke zu beobachten.

Ähnlich ist es, wenn solche Pilze ins Innere eines Baumes eingedrungen sind und dann nach Verbrauch des Sauerstoffvorrates Luftmangel leiden. Sie bilden dann ebenso wie im Laboratorium die mit Gummikappen verschlossenen Kulturen Gase im Überschuß, die unter starken Druck kommen und durch Wunden und abgestorbene Stellen zu entweichen suchen. Dabei pressen diese Gase den Holzsafft und die flüssigen Zersetzungserzeugnisse des Pilzes mit heraus. Es entsteht so der „Safftfluß“ oder „Schleimfluß“, eine allbekannte Erscheinung, die aber mehrfach irrig gedeutet worden ist. Fast alle meine Infektionen an lebenden Buchen und Pappeln mit etwa 20 Arten holzzersehnender Pilze hatten zur Folge, daß aus den Infektionslöchern reichlich Safft austrat. Die Erscheinung war fast das ganze Jahr über zu beobachten, auch zu Zeiten, wo im übrigen Baum kein Überdruck, sondern im Gegenteil Luftverdünnung vorlag. Bei tieferen Wintertemperaturen hörte der Safftfluß auf. Der aus den Infektionslöchern fließende Safft war, so lange er nicht zerfetzt war, klar und oft von aromatischem Geruch. Er wurde mit Vorliebe von Schnecken aufgezehrt und es ist bekannt, daß er auch vielfach von



Schmetterlingen und anderen Insekten aufgesucht wird, die sich an der alkoholischen Flüssigkeit berauschen.

Daß der Saft mit großem Druck ausgepreßt wird, ist bekannt.<sup>1)</sup> Es war das einmal an einer mit *Agaricus velutipes* infizierten Pappel dadurch gut zu beobachten, daß die mit dem Saft austretenden Luftbläschen ein zischendes Geräusch verursachten und die Flüssigkeit in Tröpfchen verspritzt wurde. Dabei konnte man sich durch Anschneiden benachbarter, gesunder und pilzfreier Holzteile überzeugen, daß dieser Druck in dem verpilzten Holz ganz unabhängig ist vom Luftdruck des gesunden Holzes. An gesunden, lebenden Stellen trat nicht nur kein Saft aus, sondern es wurde vielmehr durch die Schnittflächen Luft eingesogen, was an der weißlichen Verfärbung der Schnittflächen zu ersehen war.<sup>2)</sup>

#### 4. Kapitel.

### Betrachtung spezieller Krankheitsbilder.

Die Studien dieses Kapitels sollen dartun, wie sich die nunmehr festgestellten Beziehungen zwischen Wassergehalt, Luftgehalt und Krankheitsempfänglichkeit des Holzes und der Rinde an der lebenden Gesamtpflanze in der Natur abspielen. Wir stützen uns dabei vorerst hauptsächlich auf fremde Beobachtungen und bekannte Tatsachen.

Studiert man die Literatur daraufhin, was an Tatsachen über Krankheitsempfänglichkeit — speziell bei unseren fakultativen Parasiten — schon bekannt ist, so finden sich in verschiedenen Abhandlungen zerstreut einzelne Beobachtungen veröffentlicht, die aber in ihrer Vereinzelung unverständlich und oft widerspruchsvoll erscheinen müssen. Auch Erklärungsversuche liegen schon vor, doch sind sie, von den beiden im Eingang des 1. Kapitels angeführten abgesehen, unzutreffend.

Wir betrachten zunächst die durch *Nectria cinnabarina* verursachte „Rotpustelkrankheit“, die ein besonders anziehendes und lohnendes Objekt ist, einmal wegen ihrer Häufigkeit und praktischen Bedeutung, dann auch weil über sie schon eine größere Literatur vorliegt, in der die Dispositionsfrage mehrfach erörtert ist.

#### 1. *Nectria cinnabarina* (Code) Fr.

*Nectria cinnabarina* gehört zu den häufigsten und auffallendsten holzbewohnenden Pilzen. Auf der Rinde toter Laubholzsprosse sieht man häufig, namentlich bei feuchtem Wetter im Frühjahr und Herbst seine Fruchtpolster in Gestalt zinnoberroter, wenige mm großer Pusteln. Sie bestehen aus einem

<sup>1)</sup> cf. z. B. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., wo von Drucken von 9 Atm. berichtet ist.

<sup>2)</sup> Vergl. hierzu die Ausführungen im Anhang.

dichten, sich nach außen auflösenden Geflecht von Fäden, an denen sich seitlich kleine Konidien abknüpfen, die, in Masse aufeinandergelagert, rot erscheinen. Diese Konidienform wurde früher als *Tubercularia vulgaris* Fr. bezeichnet. An der Basis solcher Pusteln treten später die kleinen, dunkelroten, etwa himbeerförmigen Perithezien des Pilzes auf.

Die erste Untersuchung über den Parasitismus des vorher als harmlosen Saprophymen angesehenen Pilzes ist von H. Mayr.<sup>1)</sup> Er fand teils durch Beobachtungen des natürlichen Vorkommens des Pilzes, namentlich aber durch Infektionsversuche, daß das Mycel durch Wundstellen ins Innere von allerlei Laubholzarten eindringt, die befallenen Gewebe tötet und schließlich auch den Tod der ganzen Pflanze verursacht. Die eigene Widerstandskraft der Pflanze, die alljährlich ihre lebensfähige Rinde gegen die toten Partien hin durch Wundfark schütze, genüge nicht, um das weitere Vordringen des Mycels im Holzkörper aufzuhalten.

Hieraus hat man vielfach den Schluß gezogen, daß außer einer den Holzkörper freilegenden Verwundung keine weitere Disposition zum Zustandekommen des Parasitismus nötig und eine einmal im Holzkörper infizierte Pflanze, ohne helfenden Eingriff, früher oder später dem Tode verfallen sei. Lindau<sup>2)</sup> spricht dies direkt aus: „Ist der Pilz bis zum Stamm vorge drungen, so ist in allen Fällen der Baum rettungslos verloren.“

Dieser Ansicht, daß jede an geeigneter Stelle einmal infizierte Pflanze dem Pilz jederzeit die ihm nötigen Wachstumsbedingungen gewähre, daß sie also jederzeit empfänglich (disponiert) sei, stehen aber andere Ansichten und Tatsachen schroff entgegen.

Sorauer<sup>3)</sup> schätzt die Gefährlichkeit des Pilzes sehr gering ein. Man habe den Pilz zum gefährlichen, die gesunden Gewebe angreifenden Schmarozer teilsweise aufgebaut. Man könne nicht leugnen, daß das Mycel große Zweigteile durchziehe und gänzlich abtöte. Dort, wo er bereits seit langer Zeit sich angesiedelt habe, gelange er zum Stillstand an solchen Stellen des befallenen Stammes, wo gesunde, kräftige, belaubte Äste abgingen.

Dieser Ansicht Sorauers kann durchaus nicht jede Berechtigung abgesprochen werden. In der Tat lehrt die Beobachtung, daß sich das Mycel durchaus nicht unter allen Umständen ziellos und ungehindert im Stamm verbreiten kann. Infektionen einzelner Zweige kommen ungemein häufig vor, ohne den Tod des ganzen Baumes zur Folge zu haben. Man kann wohl behaupten, daß es kaum einen älteren Linden-, Korkkastanien- oder Ahornbaum gibt, der nicht an irgend einer Stelle schon einmal von der *Noectria* befallen gewesen wäre, ohne wesentlichen Schaden zu leiden. Nicht selten kann man beobachten, daß aufgeästete Korkkastanien an allen Astwunden infiziert sind,

<sup>1)</sup> Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut in München III.

Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., 2. Bd., S. 208.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1900 S. 353 ff.

daß das Mycel nur die nächste Umgebung der Wundränder befallt und dann vollständig zum Stillstand kommt. Oft stirbt dann nur eine kleine, dreieckige Rindenpartie unterhalb der Astwunde ab und trägt die ziegelroten Konidienpolster des Pilzes. Schließlich überwallt die Wunde, ohne daß ein Nachteil für den Baum zurückbliebe. Daß das in den Baum eingedrungene Mycel nur unter gewissen, seither allerdings gänzlich unbekannten Umständen beliebig um sich greifen und den ganzen Baum töten kann, ist nicht zu bezweifeln.

Es geht dies auch schon aus der Mayrschen Arbeit allein hervor. Seine Insektionen sind nämlich an einer Reihe von Holzarten, auf denen der Pilz in der Natur häufig parasitär vorkommt, zweifelhaft oder erfolglos geblieben, obwohl die eingespitzten Konidien kräftig gefeimt hatten. Die Keimschläuche waren in diesen Fällen in der durch den Schnitt verletzten Zelle geblieben, ohne sich weiter zu verbreiten.<sup>1)</sup> Eine Erklärung dieses Befundes hatte Mayr nicht versucht. Und auch, wo die Insektionen gelangen, war — soviel aus der Veröffentlichung hervorgeht — der Erfolg recht gering und das Mycelwachstum sehr viel langsamer als in manchen Fällen spontaner Infektion. In einem genau beschriebenen Fall war der durch Impfung eingebrachte Pilz trotz der für ihn günstigen Witterung (warmer Herbst) in 8 Wochen nur 1,4 cm weit im Holzkörper vorgeedrungen, während ein 3—4 m hoher Ahorn infolge spontaner Infektion innerhalb 2 Jahren völlig durchgewachsen und getötet war.<sup>2)</sup>

Solche Fälle gänzlicher oder relativer Immunität sind auch in späteren Untersuchungen wieder festgestellt worden.

Beck<sup>3)</sup> verdanken wir die exakte Konstatierung, daß in zahlreichen Fällen künstlicher, an sich gelungener Infektion die Ausbreitung des Mycels sehr viel langsamer vor sich ging, als in natürlich befallenen Pflanzen, die in dem von ihm beschriebenen Fall in kurzer Zeit zu Tausenden getötet wurden. Seine Infektionserfolge waren minimal und die bei halbjähriger Pilzeinwirkung getöteten Holzteile nur nach Millimetern meßbar. Das führt ihn zu der Ansicht, „daß allerdings ein leider nicht meßbares, wohl durch Frosteinwirkung geschaffenes Empfänglichkeitsstadium der Pflanzen, bezw. Pflanzenwurzeln zweifellos mit in Rechnung zu stellen ist, daß aber ein so ausgebreiteter Schaden ohne Hinzukommen des Pilzes vermutlich nicht entstanden sein würde.“ Dann: „Mehrere Gründe sprechen dafür, daß, wie bei den meisten Pilzkalamitäten, so auch hier atmosphärische oder andere Einflüsse vorbereitend wirken müssen, ehe der Pilz die Bedingungen zu massenhafter Ausbreitung und verderblich werdender Lebensweise findet.“

<sup>1)</sup> Mayr, l. c. S. 5.

<sup>2)</sup> l. c. S. 5.

<sup>3)</sup> Thavandter Forstl. Jahrbuch 1902 S. 161.

Anderseits mehrten sich die Beobachtungen von Fällen eines zweifellosen, energischen und verderblichen Parasitismus.

Wagner<sup>1)</sup> hatte einen vollen, tödlichen Infektionserfolg an *Cytisus Laburnum*, Wehmer<sup>2)</sup> konstatierte augenscheinlich primären Parasitismus des Pilzes, ebenso Brück<sup>3)</sup>, der aufs Neue auf die Schädlichkeit des so außerordentlich häufig auftretenden Parasiten aufmerksam macht, Mangin<sup>4)</sup> und Kastrup<sup>5)</sup>.

So sehen wir die Ansichten über den Parasitismus des Pilzes und die Disposition sich unvermittelt und widerspruchsvoll gegenüber stehen. Auch in Einzelheiten der Lebensweise des Mycels, die für unsere Frage von Bedeutung sind, ist manches noch ungeklärt.

Mayr fand, daß das Mycel im Holzkörper viel rascher wächst als in der Rinde und daß Rindeninfektionen stets erfolglos bleiben und Hartig<sup>6)</sup> betont dies ebenfalls: „Es ist interessant, daß dieser Pilz dem lebenden Cambium und Rindengewebe nichts anzuhaben vermag, vielmehr erst dann sich in diesem entwickelt, wenn dasselbe entweder durch Frost oder dadurch getötet wurde, daß der Holzkörper von innen aus durch das Mycel des Parasiten zum Abtrocknen gebracht wurde.“ Ich kann das aus eigener Anschauung bestätigen und zwar nicht nur für *Nectria cinnabarina*, sondern als ein derartigen Holzparasiten ganz allgemeines Verhalten. Insbesondere beobachtete ich es bei fast allen meinen Infektionen lebender Buchen, Koffastanien und Pappeln mit mehr als 20 Holzpilzen, und auch bei Laboratoriumsversuchen (s. S. 29, 30 und Fig. 2).

Im strikten Gegensatz hiezu scheint sich Wehmer zu stellen, wenn er angibt (l. c. 1894 S. 77), daß der Pilz in allen von ihm darauf untersuchten Fällen ausschließlich Rindenbewohner ist, also nie . . . auf den Holzkörper übergriff.“ Die Pilzfäden wucherten am ergiebigsten in der Nähe der kambialen Region und der größeren Lusträume zwischen den Bastgruppen, schritten dagegen erst allmählich gegen das festere, periphere, collenchymatische Rindenparenchym vor. Behrens<sup>7)</sup> denkt zur Erklärung dieses Widerspruches an zwei verschiedene, aber zum Verwechseln ähnliche Pilzarten, die in ihrer Lebensweise so verschieden seien. Beck (l. c. S. 172—175) macht ebenfalls einen vergeblichen Versuch, dieses verschiedene Verhalten damit zu erklären und bestätigt im übrigen den Befund Mayrs. Als Rindenbewohner fand er den Pilz nur bei rein saprophytischem Auftreten. Die auf-

<sup>1)</sup> Zeitschrift für Pflanzenkrankh. 1896 S. 144—150.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für Pflanzenkrankh. 1895 S. 74, 1896 S. 268.

<sup>3)</sup> Jahrbuch der Hamburgischen Anstalten 10., 1892.

<sup>4)</sup> Comptes rendues des séances de la Soc. tome 119, pag. 753—756.

<sup>5)</sup> Kastrup, G., Undersøgelser over Snyltesvamper paa Skovtræer i. 1885 bis 1888. Ref. im Botan. Zentralblatt XVIII 1890, S. 355.

<sup>6)</sup> Hartig, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten 3. Aufl. S. 85.

<sup>7)</sup> Zeitschrift für Pflanzenkrankh. V 1895, S. 193—198.



fallende Immunität der Rinde im einen Fall und des Holzes im andern Fall ist damit aber nicht erklärt und bildet eine offene Frage.

Ein ähnlicher Widerspruch liegt scheinbar in der Angabe Wehmers (l. c. 1894 S. 80), daß die Ausbreitung unseres Pilzes auf den befallenen Bäumen vorzugsweise in den die sommerlichen Vegetationsperioden trennenden Monaten stattfindet, während aus der Arbeit Mayrs hervorgeht, daß das Mycel auch zur Zeit der Belaubung im Stamm weiter wächst. Nach Wehmer bestände also nur in der Vegetationsruhe eine Empfänglichkeit. Wehmer sucht diese Empfänglichkeit in eingehenden Ausführungen zu erklären, die in der Hauptsache darauf hinausgehen, daß die lebenden Wirtszellen als Reaktion gegen die eindringenden Pilzfäden irgend welche Stoffe produzierten oder Bedingungen schafften, die dem Pilz hinderlich seien, daß diese Funktion der Wirtszellen aber im Winter, wo alle Lebensäußerungen herabgesetzt seien, nachlasse, so daß in dieser Periode dem Pilz kein Hindernis entgegenstände.

Nach alledem bestehen in drei wichtigen Punkten, nämlich:

1. der Disposition der Pflanzen für den Nectria-Befall im allgemeinen (oder der Gefährlichkeit des Pilzes);

2. der Disposition einzelner Gewebsteile (Holz, Kambium, innere und äußere Rinde);

3. der Krankheitsdisposition in verschiedenen Jahreszeiten, unerklärte und zum Teil widersprechende Beobachtungen und Ansichten, die nur soviel höchst wahrscheinlich machen, daß die Pflanzen oder gewisse Pflanzenteile unter gewissen, unbekannten Umständen immun sind und daß, um den Pilzparasitismus zu ermöglichen, in der Pflanze oder einzelnen Gewebsteilen irgend welche Änderung vorgehen muß.

Diese Veränderung im Zustand der Pflanze, die die Krankheitsempfänglichkeit zur Folge hat, ist nach meinen Versuchen nichts anderes als die Anreicherung mit Luft. Damit lassen sich alle offenen Fragen ohne weiteres erklären.

Pflanzen oder Pflanzenteile, die im Stande sind, sich jederzeit reichlich mit Wasser zu versorgen, enthalten infolge des Wasserreichtums zu wenig Luft für den Pilz und haben sich in meinen Versuchen (Nr. 9, 10) als ganz oder nahezu unzugänglich für den Pilz erwiesen. Ein in vollem Saft und in normaler Vegetation stehender Baum ist deshalb wenigstens zu Zeiten größtmöglichen Wassergehaltes und wenigstens in seinen wasserreicheren Gewebsteilen immun gegen den Pilz. Sinkt der Wassergehalt, so wird dem Pilz mit zunehmendem Luftgehalt das Wachstum im Innern mehr und mehr erleichtert. Wahrscheinlich genügt manchmal schon der normale Rückgang des Wasservorrates im Winter, um ein, wenn auch langsames Wachstum im völlig gefunden und normalen Baum zu ermöglichen; es liegt dann eine „normale, zeitliche Prädisposition“ vor, die die Beobachtung Wehmers,

daß die Ausbreitung des Mycel's vorwiegend während der Vegetationsruhe erfolgt, restlos erklärt.

Eine dem Pilzwachstum genügende Wasserverminderung und Luftanreicherung kann jedoch auch während der Vegetationszeit vorkommen und zwar infolge mangelhafter Wasserzufuhr bei abnorm vermindertem Wurzelvermögen. Namentlich bei verpflanzten Bäumen in den ersten Jahren nach der Verpflanzung oder bei längerer Trockenheit kann der Wasservorrat so weit sinken und der Luftgehalt so zunehmen, daß der Pilz im Holzinnern zum raschesten Wachstum ausreichend mit Luft versorgt ist („abnorme Disposition“).

In diesem Fall werden sich zuerst die Räume des Holzkörpers, namentlich der weiten Gefäße mit Luft erfüllen, denn die leitenden Organe des Holzkörpers stehen mit den verdunstenden Blättern in ununterbrochenem Zusammenhang und werden zur Wasserabgabe in erster Linie beansprucht. Sind die Gefäße durch eine Verletzung bloßgelegt, so werden sie sich rasch und vollständig mit Luft erfüllen. Diese einmal eingedrungene Luft macht die Gefäße zur Wasserleitung untanglich<sup>1)</sup> und läßt sich nur schwer durch nachströmendes Wasser wieder verdrängen. Der an der Wundstelle eindringende Pilz folgt diesen luftersfüllten Gefäßen. Es kommt dann die von Mayr beschriebene und abgebildete Erscheinung zu stand, daß der Holzkörper genau im Verlauf der Gefäße verfärbte Streifen zeigt. Die Rinde selbst hat in diesem Fall zunächst keinen Anlaß, Wasser abzugeben und Luft aufzunehmen. Sie kann noch lange immun bleiben, wenn der von der Wasserverminderung zuerst betroffene Holzkörper längst vom Pilz befallen ist.

Die Verletzung und Infektion wird am gefährlichsten sein, wenn ein stärkerer Ast oder namentlich eine Hauptwurzel quer durchtrennt ist, wie es bei der Verpflanzung vorzukommen pflegt. Dann entstehen zusammenhängende und längere Zeit noch luftersfüllte Räume durch den ganzen Baum. Der an dieser Stelle eindringende Pilz wächst mit der größten Geschwindigkeit durch diese Lusträume bis in die Blattstiele (cf. Mayr l. c., Fig. 3 und 4).

Liegt keine starke Querverletzung vor, durch welche die Luft eindringen könnte, so muß die Luft bei abnehmendem Wasservorrat auf dem Wege der langsamen Diffusion ins Holzinmere gelangen. Die Hohlräume reichen sich dann gleichmäßiger mit Luft an, durch Vergrößerung der zwischen den Wasserfäulen eingeschlossenen Luftblasen.

Es ist klar, daß die Pilzempfindlichkeit besonders leicht und häufig in den ersten Jahren nach einer Verpflanzung auftreten muß, bei welcher Wurzeln verloren gehen, durch Beschneidung der Wurzeln und Sprosse Gefäße quer durchtrennt werden und die Wasseraufnahme mehrere Jahre

<sup>1)</sup> Deshalb abgezeichnete, belaubte Zweige schon nach einigen Minuten ihre Zähigkeit, Wasser zu leiten, verlieren, wenn man nicht dem Eindringen von Luft dadurch vorbeugt, daß man die Zweige mit der Schnittfläche unter Wasser abtrennt.

lang mangelhaft ist. Erstarrte, ältere Bäume dagegen mit großem Wasserreservoir, hohem Wurzelvermögen und wohl ausgebildetem Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Abgabe werden nur selten und nur vorübergehend so hohen Schwankungen im Wasser- und Luftgehalt unterliegen, daß sie pilzempfindlich werden.

Das trifft auch vollkommen mit der Erfahrung zusammen. Es sind vor allem Baumschulpflanzen, junge Alleen, in denen der Pilz Ernte hält. An älteren Bäumen ist der Pilz, wie wir sahen, zumeist harmlos. Hier beschränkt er sich gewöhnlich auf unterdrückte, dem Absterben nahe Zweigsysteme, die wahrscheinlich zum Teil schon von der Wasserzufuhr ausgeschlossen sind.

Daß es die Wirksamkeit des Pilzes erhöht, wenn er an den unteren Stammteilen oder gar an den Wurzeln eintritt, hier die Wasserzufuhr teilweise unterbindet und so den oberen Stammteil wasserarm und damit pilzempfindlich erhält, ist ohne weiteres klar. Der *Nectria*-Besall von der Wurzel aus ist auch tatsächlich als die gefährlichste Form der Krankheit beobachtet (cf. z. B. Beck l. c., Rostrop l. c.).

Die Angabe Sorauer's, daß der Pilz zum Stillstand kommt, wenn er an eine Stelle trifft, wo gesunde, kräftig belaubte Äste abgehen, trifft vielfach auch für andere derartige Pilze zu und die Erscheinung ist auch in meinen Laboratoriumsversuchen, namentlich mit *Stereum purpureum*, zu Tage getreten und dort erörtert (Seite 30). Fügen wir dem dort Ausgeführten noch hinzu, daß die Leitungsbahnen kräftig vegetierender Sprosse eine besondere Anziehungskraft für Wasser haben und benachbarte, weniger wuchskräftige Sprosse durch Wasserentzug völlig außer Funktion setzen können, so ist die Erscheinung durchaus erklärlich.

Die weitere Frage, wie es kommt, daß nach den angeführten und durch meine Laboratoriumsversuche zum Teil bestätigten Beobachtungen bald nur die Rinde, bald vorwiegend das Holz befallen wird, ist im Eingang des Abschnitts III, 4 (S. 40) erörtert und erklärt.

Ob auch, wie mehrfach schon vermutet wurde, der Frost die Empfänglichkeit zur Rotpustelkrankheit erhöht, muß ich noch dahingestellt lassen. Das wäre etwa in der Weise möglich, daß durch den Frost die Organe des Holzes in der Wasserleitungsfähigkeit irritiert würden, was eine Wasserarmut und in der Folge erhöhten Luftreichtum mit Pilzempfindlichkeit zur Folge haben könnte.

Damit dürften alle zweifelhaften Fragen mit experimentell erhärteten Tatsachen erklärt sein.

## 2. Der Laubholzkrebs.

Nicht weniger interessant als das Studium der Disposition zur Rotpustelkrankheit versprach die Bearbeitung der Krebsempfindlichkeit zu

werden, da auch diese Frage schon mehrfach Gegenstand in der Hauptsache erfolgloser Studien war.

Unsere genaueren Kenntnisse der Krankheit verdanken wir in der Hauptsache H. Hartig,<sup>1)</sup> der den Krebs der Buche studiert, dann H. Goethe,<sup>2)</sup> der sich daraufhin mit dem parasitären Apfelfrebs befaßt, nicht zuletzt auch Willkomm,<sup>3)</sup> der die ersten, wenn auch nicht vollkommenen Angaben über den Parasitismus des Krebspilzes macht.

Nach diesen Arbeiten entsteht ein Krebs an den verschiedensten Laubhölzern in der Weise, daß das Mycel von *Nectria ditissima* Tul. (einem nahen Verwandten von *Nectria cinnabarina*) in die Rinde eindringt, diese in relativ kleinem Umkreis tötet, worauf der Baum durch Überwallungswülste den Schaden zu verheilen sucht. Da der Pilz diese Überwallungswülste stets aufs neue abtötet, entstehen schließlich im Lauf der Jahre konzentrische Wülste abgestorbenen Gewebes, auf denen bei feuchtem Wetter die kleinen roten Perithecien und in weißen Büscheln die sichelförmigen, als *Fusidium candidum* beschriebenen Konidien entstehen. Der Krebs ist also eine typische Rindenkrankheit.

Daß die Krebskrankheit nicht unter allen Umständen in gleich häufigem und verderblichem Maße auftritt, sondern daß die „Krankheitsdisposition“ eine Rolle spielt, geht aus den seither schon bekannten Tatsachen ohne weiteres hervor. Auch konnte man sich schon darüber klar sein, daß die Disposition nicht allein in Bedingungen besteht, die nur die Verbreitung des Pilzes begünstigen, sondern daß es auch verschiedene Empfänglichkeitszustände der Bäume gibt. Nur war es noch unklar, worin die Empfänglichkeit besteht.

Hartig hatte beobachtet, daß der Pilz an der Buche nur während der Vegetationsruhe des Baumes, also im Herbst, Winter und Frühjahr vor Laubausbruch um sich greift, während der Vegetationsruhe aber mit wenig Ausnahmen zum Stillstand kommt. Infektionsversuche im Mai waren erfolglos, schlugen dagegen Ende September ausgeführt, sehr gut an.

Hartig sucht dieses periodische Ausbleiben und Wachstum des Pilzes mit Verschiedenheiten im Wassergehalt der Rinde zu erklären, der, wie er annimmt, während der Vegetationsruhe höher sei als im Sommer. Der Pilz sei sehr wasserbedürftig, im Sommer fehle es an Wasser zum Wachstum in der Rinde. Später hat Hartig diese Anschauung, die sich jetzt durch unsere Untersuchung und zum Teil schon durch seine eigenen Messungen als unzureichend erwies, nicht aufrecht erhalten, sondern den Stillstand des Pilzwach-

<sup>1)</sup> Untersuchungen aus dem forstbotan. Institut I. S. 109.

<sup>2)</sup> Weitere Mitteilungen über den Krebs der Apfelbäume in Landw. Jahrb. 1880, S. 637.

<sup>3)</sup> Die mitrotropischen Kreide des Waldes, I. Heft, S. 101. Der schwarze Brand der Rotbucheentriebe.



tums mit der während der Vegetationszeit gesteigerten Lebenstätigkeit der Rinde erklärt. „Zwischen der lebenden Zelle der Wirtspflanze und der Pilzzelle des Parasiten besteht ein Kampf, in welchem bei vielen, das Rinden- und Kambialgewebe bewohnenden Parasiten die letztere nur dann die erstere zu töten vermag, wenn diese im Zustand der vegetativen Ruhe sich befindet, also außerhalb der Vegetationszeit.“<sup>1)</sup> Es ist dies die zur Zeit fast allgemein verbreitete Anschauung, die dann auch von Wehmer für *Nectria cinnabarina* angenommen wurde.

Lindau (in Sorauer's Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., 2. Bd., S. 209) vermutet, daß das Wachstum mit der Ausbildung der Perithezien zusammenfällt und das Weiterwachsen nach der Ausreifung derselben erfolgt.

Goethe hatte am Apfelfkrebs einen solchen Rhythmus in der Pilzentwicklung nicht gefunden. Er hatte auch in der Vegetationszeit Infektionserfolge und Aderhold<sup>2)</sup> beobachtete an künstlichen Infektionen auf Apfel ein Fortschreiten des Krebses nur bei beginnendem Trieb der Bäume bis etwa Ende Juni. Sapine<sup>3)</sup> hatte mit einer am 13. April an Apfel ausgeführten Infektion Erfolg, dagegen schlugen Infektionen am 21. Juni und 14. Juli bei zahlreichen Holzarten in der Hauptsache fehl und gelangen nur bei der Eiche.

Hartig macht ferner Beobachtungen, die auf „individuelle Disposition“ hindeuten. Er berichtet, daß es im Walde oft nur einzelne Bäume sind, die vom Krebs befallen werden und zwar seien es in Rotbuchenbeständen oft solche, welche den ersten Stärkeklassen angehörten, die aber von oben bis unten von Krebsstellen besät seien und schon von weitem durch ihr verkrüppeltes und knorriges Aussehen auffielen. Er sucht das mit der Vermutung zu erklären, daß unter gewissen, noch ungeklärten Bedingungen das Mycel in den Gefäßen des Holzes weiter wachsen und an verschiedenen Stellen Infektionen der Rinde von innen heraus veranlassen könne.<sup>4)</sup>

Auch Goethe macht die Beobachtung, daß gewisse Individuen (des Apfelbaumes) ganz besonders zum Krebs neigen. Er führt das teils auf Veranlagung der Sorte, teils auf Standort, teils auf Behandlung des Baumes zurück. Er nennt eine große Reihe von Apfelsorten, die als

<sup>1)</sup> Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 2. Aufl., S. 11, ähnlich für den Lärchenkrebs in der 3. Aufl., S. 7.

<sup>2)</sup> Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankh. II. Abtlg. X. 1903. S. 763 ff.

<sup>3)</sup> Sapine, Zum Krebs der Apfelbäume, Landwirtsch. Jahrb. 1892, S. 946–948

<sup>4)</sup> l. c. S. 121.

„krebssüchtig“ und solcher, die als „krebbsfrei“ bekannt sind. Diese feststehende Tatsache wird nicht weiter zu erklären versucht. Außerdem aber kämen äußere Umstände in Betracht, „welche die Neigung zum Krebs hervorrufen bzw. erhöhen.“ Rauhes Klima, hohe Luftfeuchtigkeit, Mangel an Licht und Wärme, Wasserüberfluß des Bodens, hoher Grundwasserstand, andauernder Wassermangel, Trockenheit und Bodenarmut, Bodenmüdigkeit, enger Stand der Bäume, das Fehlen eines wichtigen Nährstoffes, Vorherrschen eines einzelnen Nährstoffes (z. B. starke Kältdüngung), diese Umstände seien der Krebsbildung zum Teil dadurch förderlich, daß sie die Entstehung und Verbreitung der Pilzsporen begünstigten, zum Teil auch dadurch, daß sie das Baumwachstum schädigten. Unter ungünstigen Vegetationsbedingungen sei der Baum gegen den Krebs nicht widerstandsfähig.

Sorauer<sup>1)</sup> kommt nach seinen Betrachtungen zu dem Resultat, daß die Krebsbüchtigkeit auf Disposition zur Frosterkrankung zurückzuführen sei. Die Infektion erfolge meistens an Frostwunden. Daraus erkläre es sich, daß die Krebswunden in Frostlagen besonders häufig seien. „Alle Mittel also, welche die Bäume frostwiderstandsfähiger machen, und die Auswahl frostharter Sorten werden auch gegen die Ausbreitung des Krebses sich wirksam erweisen.“

Dem gegenüber hat Hartig bei der Rotbuche einen wesentlichen Einfluß des Standorts nicht beobachten können, die Krankheit könne auf jeder Bodenart, überhaupt jedem Standort auftreten. Seine Beobachtungen hierauf erstreckten sich allerdings nur auf den Lärchenkrebs.

Zum Thema der Krankheitsempfänglichkeit gehört auch die nicht ganz geklärte Frage, in welcher Weise *Nectria ditissima* infiziert, ob ausschließlich durch Wundstellen, wie Hartig für die Buche angibt, oder ob die Keimschläuche auch durch die unverletzte Rorkhaut eindringen können, wie Goethe (l. c.) und Capine (l. c.) durch Versuche mit Apfelzweigen festgestellt hat, ferner ob der Pilz auch, wie beide Autoren angeben, unverletzte Blätter zu infizieren vermag.

Es stehen also noch mehrere unser Thema berührende Fragen offen. Wir haben mit den in Abschnitt III 4 mitgeteilten, an isolierten Sproßteilen von *Ulmus montana* und *Fagus silvatica* ausgeführten Versuchen Nr. 17—19 eine Erklärung dafür zu bringen versucht. Es fand sich dort, daß auch für diesen Pilz Holz und Rinde beim höchstmöglichen

<sup>1)</sup> Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft, 5. Jahrgang, zu Eisenach, 1904, S. 147, referiert nach Lindau in Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl. 2. Bd., S. 209.

Wassergehalt unzugänglich ist, daß ihm das Wachstum in der Rinde schon durch eine geringe Luftanreicherung ermöglicht wird, und daß er bei stärkerer Abtrocknung des Sprosses auch ins Holz eindringen kann.

Damit ist zunächst ohne weiteres erklärt, warum das Pilzwachstum in der Regel nur in der Vegetationsruhe des Baumes eintritt und im Sommer aussetzt, denn die Rinde ist während der Vegetation, namentlich zu Beginn derselben in der Tat erheblich wasserreicher und luftärmer als im übrigen Jahr.

Den exakten Nachweis dieser Tatsache verdanken wir R. Hartigs „Untersuchungen über die Verteilung der organischen Substanz, des Wassers und des Lustraums in den Bäumen“. <sup>1)</sup> Diese Untersuchungen sind dort für Buche, Eiche, Birke, Fichte und Kiefer während eines ganzen Jahres und für verschiedene Baumhöhen durchgeführt. Die Kurve des Verhältnisses zwischen Luft und Wassergehalt der Rinde (l. c. Tafel 1, 4, 7, 11, 14) zeigt für alle diese Holzarten eine Übereinstimmung, wie sie vollkommener kaum zu erwarten ist. Hiernach ist der Wassergehalt im Verhältnis zum Lustraum am höchsten zu Beginn der Hauptvegetationszeit, Anfang oder Mitte Mai und fällt dann langsam bis Ende Februar oder Anfang März des folgenden Jahres, um dann, wenn der Saft steigt, rasch anzuschwellen. Bei der Buche, die uns hier zuerst interessiert, weil an ihr die Periodizität des Krebswuchses vor allem konstatiert ist, bleibt das Verhältnis während der Zeit vom Oktober bis Ende Februar, also während der Hauptruheperiode, auf dem gleichen Tiefstand, steigt dann rasch bis zum 7. Mai und sinkt dann erst langsam bis zum 2. Juli, dann rascher. Es liegen für diese Holzart 44 Einzeluntersuchungen an Proben in 6 verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Baumhöhen vor, wobei sich die durch die Methode begründeten Ungenauigkeiten hinlänglich ausgeglichen haben dürften, zumal bei der großen Übereinstimmung des Endergebnisses mit dem bei andern Holzarten gefundenen und mit dem schon durch bloßen Augenschein feststellbaren Tatbestand. Schneider man die Rinde im Frühjahr oder Sommer an, so ist sie augenscheinlich sehr viel saftreicher als im Winter, weshalb man die Vegetationszeit vielfach geradezu als die „Saftzeit“ bezeichnet.

Betrachtet man, wie es für uns das meiste Interesse hat, den Rauminhalt von Luft und Wasser im Verhältnis zum gesamten Rauminhalt der Rinde, sowie die Gewichtsprozente des Wassers, so berechnen sich nach den Angaben Hartigs die folgenden Durchschnittszahlen, an denen sich die Zunahme des Wassers und die Abnahme der Luft während der Vegetationszeit verfolgen läßt (Tabelle 7).

<sup>1)</sup> Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut in München II.

Tabelle 7. Wasser- und Luftgehalt der Buchenrinde im Lauf des Jahres.

Zeitpunkt der Untersuchung	Luft	Wasser	Wasser % des Rinden- gewichts	Organ. Substanz in 100 Raum- teil. frisch. Rinde. g
	Raumteile in 100 Raumteilen der Rinde			
16. Febr.	19,1	40,4	39,0	63,3
24. März	14,4	47,5	44,3	59,6
7. Mai	11,3	51,3	46,7	58,4
2. Juli	14,6	51,8	49,5	52,4
8. Oktober	17,2	42,2	41,2	60,2
28. Dezember	20,1	42,5	42,1	58,3

Es traten also in verschiedenen Jahreszeiten Unterschiede im Wasser- gehalt auf, die bis zu 11,4% des Raumgehalts und 10,5% des Gewichtes der Rinde betragen und der Luftgehalt schwankt zwischen 11,3% (im Mai) und 20,1% (im Dezember) des Rinden volumens. Die Fehlerquellen und, wie wir sehen werden, auch die individuellen Verschiedenheiten der untersuchten Bäume sind nicht so erheblich, daß sie diese, an allen untersuchten Holzarten in ähnlichem Sinne auftretenden Verschiedenheiten erklären könnten.

Daß solche Unterschiede im Luftgehalt genügen, um im einen Fall völlige Immunität, im andern Fall hohe Pilzempfanglichkeit zu bedingen, ist zweifel- los. Zwar sind meine Versuche nicht so weit gediehen, daß die hier zusam- mengestellten Daten (Volumprozent der Luft und des Wassers) auch bei meinen Versuchshölzern ermittelt worden wären und ohne weiteres mit den vorliegenden Daten verglichen werden könnten, doch lassen die Versuche Nr. 17 bis 19 erkennen, wie selbst geringe Wasserdifferenzen von wenig Prozent darüber entscheiden, ob Immunität oder Empfanglichkeit vorliegt.

Da die Größe des Luftraumes außer vom Wasser-gehalt auch von der Menge der organischen Substanz abhängt, in dem Sinne, daß *ceteris paribus* für die Luft um so weniger Raum bleibt, je mehr feste Stoffe eingelagert sind (z. B. als Sklerenchymzellen, Kristalle usw.), so wurden in Spalte 5 auch die Durchschnittswerte der organischen Substanzmenge für die untersuchten Bäume zusammengestellt. Es zeigt sich, daß diese Werte (das gewöhnliche Trockengewicht der Rinde) bei den verschiedenen, zur Unter- suchung verwendeten Bäumen recht verschieden sind. Zugleich aber ergibt sich, daß diese Verschiedenheit hier nicht in dem Sinne die Rechnung beeinflusst hat, daß die rechnerische Differenz im Luftgehalt darauf zurückgeführt werden konnte. z. B. war bei dem am 7. Mai gefällten Baum die Menge der organischen Rinden substanz gleich der des Baumes, der am 28. Dezember untersucht



wurde. Trotzdem zeigen diese beiden Bäume die größte Differenz im Luftgehalt.

Die individuelle Verschiedenheit im Gehalt der Rinde an organischer Substanz hat für unsere Frage noch eine weitere Bedeutung. Da von zwei Rinden von gleichem Wassergehalt und gleichem Volum die mit weniger fester Substanz luftreicher ist als die substanzreichere, so ist zu vermuten, daß sie auch pilzempfindlicher ist. Das gibt einen Fingerzeig dafür, wie die von Hartig und von Goethe konstatierte individuelle Krebsfrüchtigkeit zu erklären ist. Diese dürfte zum nicht geringen Teil auf verschiedenem Substanzreichtum und ähnlichen Strukturverschiedenheiten, wie namentlich auf der Weite der Interzellularen beruhen, was weiter zu untersuchen wäre. Solche individuelle Empfänglichkeitsunterschiede erklären es auch, daß, wie aus der zitierten Literatur hervorgeht, bei manchen Holzarten der Pilz auch durch den relativ hohen Wassergehalt im Sommer nicht zurückgehalten wird, während er in andern Fällen mit dem Saftsteigen sofort zum Stillstand kommt.

Auch die von Goethe angegebene und mir von Gärtnern schon bestätigte Tatsache, daß einseitige Fäkaldüngung die Krebsfrüchtigkeit der Obstbäume erhöht, ist vielleicht auf solche anatomische Gründe zurückzuführen. Bei solcher Ernährung dürfte sich ein schwammiges und poröses, d. h. luftreiches Gewebe ausbilden. Luftbestimmungen und anatomische Untersuchungen solcher Gewebe könnten hierüber Aufschluß geben.

Erklärbar ist auch, warum schlecht ernährte, unter ungünstigem Standort leidende Bäume besonders stark vom Krebs befallen werden, wie Goethe angibt. Je schlechter der Baum im Saft steht, umso öfter werden Perioden relativer Wasserarmut auftreten und um so intensiver werden sie wirken. Doch bedarf diese Annahme, so wahrscheinlich sie auch scheinen mag, der Prüfung durch direkte Messungen des Wasser- und Luftgehaltes solcher Bäume.

Die eingangs erwähnten Anschauungen, daß die Immunität der Rinde während der Vegetationszeit auf Lebensäußerungen der mit dem Pilz im Kampf stehenden Zellen zurückzuführen sei, sind durch den Ausfall des Versuches Nr. 18 unhaltbar geworden.

Was die von den Autoren angegebene Empfänglichkeit der Blätter und krautigen Triebe für den Pilz betrifft, so lehrt Versuch Nr. 20, daß solche zwar unverletzt befallen werden können, daß aber eine erhebliche Schädigung der Belaubung von unserem Pilz wenig mehr als von den verbreitetsten Schimmelpilzen zu befürchten ist. Dennoch ist die Fähigkeit des Pilzes, in solches Gewebe einzudringen, nicht bedeutungslos; denn einmal eingedrungen kann das Mycel auf stärkere, an sich nicht infizierbare Sproßteile übergreifen und Krebs und „Spitzendürre“ veranlassen. (In der Tat gehen solche Schäden häufig von Knospen oder jungen Seitentrieben aus,<sup>1)</sup> die

<sup>1)</sup> cf. auch Goethe l. c.

wahrscheinlich unverletzt in krautigem Zustand, vielleicht auch von den Blattstielen aus befallen worden sind.

### 3. Der Lärchenkrebs.

Der Krebs der Lärche ist eine dem Laubholzkrebs vollkommen analoge Pilzkrankheit der Rinde. Sie wird veranlaßt von einem Becherpilz, der von Willkomm als Krankheitsursache namhaft gemacht und von R. Hartig als *Peziza* (neuerdings *Dasyscypha*) *Willkommii* benannt und genauer beschrieben wurde. Seine Sporen infizieren unter noch nicht genügend bekannten Umständen, zumeist von Kurztrieben aus die Rinde, greifen hier während der Vegetationsruhe des Baumes um sich und töten alljährlich eine schmale Zone der Rinde und des angrenzenden Holzes. Während der Vegetationszeit ist das Vordringen des Pilzes, soviel wir wissen, stets sistiert. Die abgestorbene Rinde wird dann von einer Korkschicht umschlossen.

Im Gegensatz zum Laubholzkrebs, der die befallenen Pflanzen selten im Ganzen tötet, führt der Lärchenkrebs sehr oft zum vorzeitigen Tod des Baumes. Die umfangreichen Versuche, die Lärche wegen ihrer hervorragenden forstlichen Eigenschaften auch außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in den Waldungen der Ebene und der Mittelgebirge anzubauen, sind mit wenig Ausnahmen durch den Krebs vereitelt worden und dürften auch in der Folge kaum gelingen, solange man keine Klarheit darüber hat, unter welchen Bedingungen der Krebs zustande kommt und einen verderblichen Charakter annimmt.

Mit dieser Frage hat man sich in der forstlichen Literatur schon sehr viel befaßt. Heß<sup>1)</sup> zitiert zahlreiche Nummern neuerer Literatur, worin die Bedingungen des Gedeihens der Lärche besprochen sind. Da das Gedeihen oder Mißlingen der Lärchenkultur mit dem geringeren oder gefährlicheren Auftreten des Krebses fast identisch, jedenfalls aber eng verknüpft ist, so beziehen sich diese Erörterungen größtenteils auch auf die uns vorliegende Frage nach der Empfänglichkeit für den Lärchenkrebs.

Bei der Beurteilung der Gefährlichkeit dieser Krankheit hat man dreierlei auseinander zu halten:

1. In welchem Maße sich die Lärche den Schädigungen des Pilzes zu entziehen vermag durch Überwallung auftretender Krebsstellen. Die Breite der Überwallungswülste, auf die es dabei ankommt, ist abhängig von der Zuwachsgröße, genauer der Jahrringbreite des Baumes, also von Alter, Baumteil, Boden, Lage, Klima, Befruchtung, Besonnung und dem Gesundheitszustand.

2. Die Häufigkeit der Krebsstellen, die wahrscheinlich nicht von Empfänglichkeitszuständen des Baumes, sondern wohl hauptsächlich von Bedingungen der Sporenbildung und der Übertragung der Sporen auf den Baum abhängt.

<sup>1)</sup> Heß, Holzarten 3. Aufl., 1905.

Hierauf möchte ich mich vorerst nicht einlassen, solange die zur Infektion führenden Vorgänge nicht sicher bekannt sind.

3. Die Geschwindigkeit, mit der der Krebs um sich greift, d. h. die Breite der alljährlich abgetöteten Zone. Diese Frage, die mit unserm Thema in näherer Beziehung steht, wurde experimentell untersucht und soll uns hier kurz beschäftigen.

Die Geschwindigkeit des Pilzwachstums hängt zunächst vom Zustand des Baumes ab, und zwar von dessen Luftgehalt in der Rinde. Hierüber gibt mein Versuch Nr. 21 Seite 50, der zwar nicht ins Detail geht, aber im Zusammenhalt mit allen übrigen Versuchen doch genug Beweiskraft haben dürfte, hinreichend Aufschluß. Wie beim Laubholzkrebs, so ist damit auch hier die Stockung im Pilzwachstum während der Vegetationszeit erklärt. Auch die übrigen Folgerungen, die dort aus den analogen Versuchsergebnissen gezogen sind, finden hier Anwendung. Mit unserem Versuch ist auch die bekannte Tatsache erklärt, daß der Pilz in Sproßteilen, die von der Wasserzufuhr abgeschnitten sind, insbesondere auf abgefallenen Ästen und Zweigen, mit sehr erhöhter Geschwindigkeit wächst. Solche werden rasch der ganzen Länge nach durchwachsen und bedecken sich mit den Fruchtkörpern des Pilzes.

Es ist aber nicht zu übersehen, daß die Breite der jährlich abgetöteten Rindenzone nicht allein von der Empfänglichkeit des Baumes, sondern noch von einem weiteren, wichtigen Faktor abhängt, nämlich der Temperatur, die während der Vegetationsruhe herrscht, in welcher Zeit der Pilz im stehenden, lebenden Baum allein wachsen und Krebs erzeugen kann. Ist auch das Temperaturbedürfnis des Pilzes nicht bekannt, so kann doch angenommen werden, daß sein Mycel sich nur bei Temperaturen über 0° ausbreiten kann und daß sein Temperaturoptimum erheblich über dem Gefrierpunkt liegt. Er wird also namentlich bei mildem Herbst- und Frühlingswetter, im Winter nur bei Tauwetter um sich greifen. Solche Witterung kommt aber namentlich in Tiefebene und Mittelgebirgen vor, wo der Krebs ja auch am verderblichsten auftritt. In hohen Gebirgslagen tritt gewöhnlich bald nach Abfluß der Vegetation, und selbst vorher schon, Frost und Schneefall ein, der gewöhnlich bis wenige Tage vor dem Austreiben der Knospen anhält. In solchem Klima wird der Pilz keine zum Wachstum passende Zeit haben. Vielleicht ist es darauf zurückzuführen, daß der Lärchenkreb in den Hochlagen der Alpen nur wenig und nur in unschädlicher Form auftritt.

Davon abgesehen, wird aber der Luftgehalt des Gewebes bei der Empfänglichkeit eine Hauptrolle spielen und dürfte in weiteren Untersuchungen der Krebsfähigkeit zu berücksichtigen sein. Bei der Wichtigkeit der Lärchenfrage für die Forstwirtschaft wären solche Untersuchungen dringend geboten.

#### 4. Das „Kirschbaumsterben am Rhein“.

Im Jahr 1898 und den folgenden Jahren trat in der Rheingegend

bei St. Goar an den Kirchbäumen eine Epidemie auf, die wegen ihrer praktischen Wichtigkeit und der rätselhaften Weise ihres Auftretens Anlaß zu zahlreichen Untersuchungen und Publikationen gegeben hat. Mehrere der namhaftesten Pathologen, Frank, Goethe, Sorauer, Aderhold u. a. haben sich mit dem eigentümlichen Krankheitsfall beschäftigt, ohne eine plausible Erklärung zu finden oder sich über die Ursachen einig zu werden. Auch die letzte, sehr eingehende Untersuchung durch Aderhold<sup>1)</sup> hat zu einer befriedigenden und restlosen Erklärung nicht geführt.

Nach dieser Arbeit wurde die Krankheit, die Holz und Rinde der Kirchbäume an Stamm und Zweigen in kurzer Zeit zum Absterben brachte, veranlaßt durch den Ascomyceten *Valsa leucostoma*, mit der Konidienform *Cytospora rubescens*. Daran kann nach den Befunden Aderholds kein Zweifel sein. Das Unerklärliche aber, was zur Untersuchung herausforderte, ist, daß der Pilz, der sonst ziemlich harmlos zu sein scheint, in diesem Fall epidemisch auftrat, einen enormen Schaden verursachte und nach wenig Jahren wieder von der Bildfläche verschwand. Es hat also zur Zeit der Epidemie eine enorme „Disposition“ bestanden. Diese merkwürdige Disposition ist der Grund, warum ich hier den Fall anschneide, obwohl ich die Krankheit aus eigener Anschauung nicht kenne, sondern mich ganz auf die Angaben Aderholds verlasse und obwohl ich nicht mit dem Pilz selbst, sondern nur mit einem nahen Verwandten desselben<sup>2)</sup> experimentiert habe.

Die auffallende Disposition der Kirchbäume in fraglicher Zeit charakterisiert Aderhold folgendermaßen (l. c. S. 340): „In gesunde, unverletzte Baumstellen vermag *Valsa leucostoma* nicht einzudringen, in Wunden eingebracht ruft sie dagegen kleine Absterbeerscheinungen hervor und ist imstande, den Wunden einen an Krebs erinnernden Charakter aufzudrücken. Gelingt es aber dem Pilz, auf einer aus irgend einem Grund abgestorbenen Zweigpartie saprophytisch festen Fuß zu fassen und zu gewisser Kraft heranzuwachsen, dann vermag er von dieser Ansiedlungsstelle aus gegen das angrenzende, gesunde Gewebe parasitär vorzugehen, nicht bloß die Rinde, sondern auch das Holz zu durchwuchern und namhafte Stamm- oder Zweigpartien abzutöten.“

Solche aus andern Ursachen abgestorbenen Baumteile waren nach der Beschreibung Aderholds an den erkrankenden Stämmen tatsächlich vorhanden und zwar in Gestalt von Sonnenbrandstellen und ähnlichen Beschädigungen.

Die Empfänglichkeit soll also lediglich und hinreichend gegeben sein durch das Vorhandensein abgestorbener Zweigpartien, auf denen der Pilz sich ansiedeln und erstarken kann.

Es ist leicht experimentell zu beweisen, daß dieser Erklärungsversuch

<sup>1)</sup> Aderhold, Das Kirchbaumbsterben am Rhein, seine Ursachen und seine Behandlung, in den „Arbeiten aus der biologischen Abteilung für Land- und Forstwirtschaft am kais. Gesundheitsamt“, III. Bd., 2. Heft.

<sup>2)</sup> *Valsa sordida*; cf. nächsten Abschnitt.



unzutreffend, jedenfalls unzureichend ist. Es mag ja sein, daß ein erstarrtes Mycel ein entgegenstehendes Hindernis, wie eine Cuticula oder eine Korflage noch zu durchbrechen vermag, das dem zarten Keimschlauch einer Spore unüberwindlich ist. De Bary hat das für Botrytis gegenüber der Cuticula von Blättern angegeben und ich fand es auch durch einen Versuch bestätigt —, ins Innere eines Gewebes kann aber auch das stärkste Mycel auch von der günstigsten Eingangspforte aus nicht eindringen, wenn das Gewebe immun ist, und anderseits dringt es mit Leichtigkeit ein und bedarf nicht vorheriger Erstarrung, wenn das Gewebe empfänglich ist und eine Eingangspforte hat.

Den Nachweis für diese Behauptung habe ich für *Ceratostomella pini*<sup>1)</sup> und für *Stereum purpureum* in dieser Abhandlung, S. 24 u. f., geführt, in der Weise, daß ich die Pilze in empfängliches Holz ein erhebliches Stück weit eindringen ließ und das Holz dann durch Wassersättigung immunisierte. Das Mycel stand dann sofort im Wachstum still. Ähnliche Beobachtungen habe ich im Laufe meiner zahlreichen Versuche noch öfters und auch an andern Pilzen gemacht und mich immer wieder überzeugt, daß es für das Gelingen einer Infektion auf die Stärke, d. h. Größe eines infizierenden Mycels nicht im geringsten ankommt. Wasserreiche Buchenzweige blieben intakt, gleichgültig ob nur wenige Konidien oder ganze Mycelbrocken mit Nährsubstrat aufgebracht wurden. Diese Tatsache wird auch durch die Versuche, auf die sich Aderholds Ansicht stützt, nicht widerlegt.

Es bleibt also nach den Eigenschaften des gesunden Holzes zu suchen, die dem Pilz das Eindringen von den abgestorbenen Gewebsteilen aus in so verderblichem Umfang ermöglicht haben und diese können nach unsern Untersuchungen unmöglich andere als ein hoher Luftreichtum oder, was damit zusammentrifft, ein geringer Wassergehalt gewesen sein. Das wird zur Gewißheit angesichts folgender von Aderhold selbst konstatierten Tatsachen:

In den kritischen Jahren des Auftretens der Epidemie, nämlich der zweiten Hälfte der 90er Jahre herrschte abnormes Wetter. „Abnorm warme Winter, zeitweilig gepaart mit abnormer Trockenheit und in den Frühjahrsmonaten große Temperaturkontraste waren ein ziemlich allgemeiner Charakterzug . . .“ J. B. herrschte am 24. März + 21,3° und am 22. April 1900 + 24,3° Lufttemperatur (S. 358). Diese Witterung führte zu intensiven Schädigungen der Bäume, die ganz offenbar nichts anders als Sonnenbrandschäden zu deuten sind. S. 356: „Sie sitzen, wie es dem Charakter dieser Beschädigungen entspricht, zu allermeist auf der Süd- oder Südwestseite der Bäume und zwar häufig 30–40 cm über dem Boden. Ihre Lage zur Sonnenseite der Stämme war oftmals ganz exquisit . . .“ „Neben den erwähnten Platten bilden eine sehr auffällige Beschädigung an den rheinischen Bäumen die vorne bereits erwähnten Borkepflaster . . . Schneidet man solche Stellen an, so findet man, daß hier eine oft mehrere mm dicke Schicht der äußeren Rinde tot oder gebräunt ist, und mikroskopisch zeigt sich, daß diese Schicht gegen die lebende Rinde durch Periderm völlig abgegrenzt ist . . . Ein drittes auffälliges Merkmal ist die Farbe und eigenartige Trockenheit gewisser Rindentomplexe . . .“

<sup>1)</sup> Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. 1908, S. 42 ff.

„Daß diese auffallenden Erscheinungen nicht etwa eine sekundäre Folge des Krankheitszustandes der rheinischen Kirschbäume sind, geht schlagend daraus hervor, daß sie sich nicht bloß auch an gesunden Kirschbäumen, sondern an Pfirsichen, Aprikosen, Pflaumen und sogar an Äpfeln finden.“ Mit Frostbeschädigungen können diese Erscheinungen nicht erklärt werden (S. 358).

Nach alledem ist gar kein Zweifel, daß die Empfänglichkeit des gesunden Gewebes auf Abtrocknung und Luftanreicherung beruht hat. Die mehrere Jahre nach einander wiederkehrende Trockenheit und Hitze hat eine Erschöpfung des Wasservorrates der Bäume selbst bis zu lokalen Absterbeerscheinungen (Sonnenbrand, Rindenplatten) zur Folge gehabt. Der Pilz konnte dann von irgend welchen Verletzungen, jedenfalls auch den abgestorbenen Stellen aus in die luftreichen, pilzempfindlichen Gewebe mit Leichtigkeit eindringen und die Bäume töten. Nach Eintritt normaler Witterung ersetzte sich der Wasservorrat, die Luft wurde allmählich durch Diffusion aus den Gefäßen ausgetrieben, das Mycel kam zum Stillstand. Wenn nicht alles trägt, liegt hier geradezu ein Schulbeispiel vor, wie eine abnorme Krankheitsempfindlichkeit durch Luftanreicherung und eine Epidemie zustande kommt. Das ist der Grund, weshalb wir die Beschreibung Aderholds ausführlich zitieren und den Fall besprochen haben.

Es ist noch zu bemerken, daß Aderhold diese Erklärung der Empfänglichkeit ebenfalls erwogen, aber nicht weit genug verfolgt und deshalb nicht weiter beachtet hat: „Ich habe mir die Frage vorgelegt, warum die *Valsa* gerade im Kern und zwar besonders bei stärkeren Ästen oder Stämmen fortschreitet und halte für möglich, daß die geringere Wasserdurchströmung dieser Holzpartien die Ursache ist. Daß unser Pilz mit viel weniger Wasser muß auskommen können als ihm im lebenskräftigen Holze zufließt, ja daß er sogar dann noch üppiger wird, geht wohl daraus hervor, daß er auch auf totem Holze und sogar mit Vorliebe vegetiert. Das zeigen aber auch meine Kulturen, bei denen er weit auf die Glasflächen hinüberwuchs. Sollte er aber tatsächlich im Holz durch Trockenheit begünstigt werden, dann scheint es mir möglich, daß man durch Gießen der Bäume bei anhaltender Trockenheit sein Fortschreiten hemmt und daher möchte ich diese Maßnahme für alle Fälle, wo sie durchführbar ist, empfehlen.“ (S. 362 l. c.)

Daß *Valsa leucostoma* bezüglich der Abhängigkeit ihres Mycelwachstums vom Luftgehalt des Substrates keine Ausnahme unter allen Pilzen mit gleicher Ernährungsweise macht — was schon an sich ganz unwahrscheinlich wäre —, geht aus dieser Beobachtung Aderholds hervor und außerdem auch aus meinen Versuchen, die ich, wenn auch nicht mit dem gleichen Pilz, so doch mit einem sehr nahen Verwandten, *Valsa sordida*, gemacht habe. Dieser Pilz ist im folgenden Abschnitt abgehandelt.

## 5. *Valsa sordida* Nitschke.

Dieser Pilz macht sich seit einer Reihe von Jahren im Garten der

forstlichen Versuchsanstalt dadurch bemerklich, daß er alljährlich junge Pappeln ganz oder teilweise zum Absterben bringt. Die frisch gepflanzten Pappeln verschiedener Art, *Populus tremula*, *tremuloides*, *alba*, erreichen deshalb gewöhnlich kein höheres Alter und müssen häufig ersetzt werden.

So weit meine Beobachtungen reichen, ist ein Fortschritt des Pilzes in der befallenen Pflanze äußerlich, in der Rinde nur während der Vegetationsruhe des Baumes bemerklich. Die Rinde schwärzt sich fortschreitend und auf der abgestorbenen Rinde treten bei trockenem Wetter die goldgelben Konidienranken des Pilzes auf. Die Art, wie der Pilz von den Seitenzweigen herab auf den Hauptstamm übergreift und hier nach allen Seiten fortschreitend die Rinde abtötet, läßt keinen Zweifel an dem primären Parasitismus des Pilzes zu. In einem genauer beobachteten Fall des Auftretens an einer jüngeren Silberpappel wurde festgestellt, daß mit dem Laubausbruch des Baumes das Mycel wenigstens in der Rinde zum Stillstand kam, im Holzkörper aber wahrscheinlich den ganzen Sommer über, jedenfalls aber im Spätsommer, weiter arbeitete. Das fränkelnde Aussehen des Baumes, die Dürftigkeit der Belaubung und der jungen Schosse wurde im Laufe des Sommers immer deutlicher. In dem Maße, als die Krone dem Absterben näher kam, erschienen an den unteren Baumteilen am Stamm zahlreiche Adventivsprosse.

Gegen Ende der Vegetationszeit, ausgangs September, begann das Mycel auch in der Rinde wieder um sich zu greifen.

In der Umgebung der verpilzten Stellen, wo das Mycel den Sommer über zum Stillstand kam, traten, ganz wie in meinen Laboratoriumsversuchen mit *Nectria cinnabarina* auf *Ulmus montana*, Intumescenzen der Rinde auf, indem sich die Rindenzellen vergrößerten und vermehrten und so ein schwammiges Gewebe bildeten, von dem sich die Rorkhaut ablöste.

Der Pilz ist hier auf Pappelholz ungemein häufig und tritt an abgeschnittenen Pappelsprossen unter entsprechenden Bedingungen fast regelmäßig spontan auf. Läßt man ein Stück berindetes Pappelholz langsam abtrocknen, so pflegen nach und nach aus der Rinde lange, goldgelbe, etwa zwirnfadendicke, oft kraus verschlungene Fäden herauszutreten, die, in einem Wassertropfen unter das Mikroskop gebracht, zu einer Unzahl kleiner, wurstförmiger Sporen zerfließen. Es sind die in Ranken zusammengeklebten Konidien der Pykniden des Pilzes, die bei den Fungi imperfecti unter dem Namen *Cytospora chrysosperma* (Pers.) Fries geführt werden. Die Perithezien, nach denen der Pilz seinen Namen hat, erscheinen nur selten. Sie treten erst nach dem Abblühen der Pykniden an deren Stelle auf.

Die Zusammengehörigkeit beider Pilzformen wird von Traverso angegeben. Ich habe diesen Nachweis in der Art geführt, daß ich sowohl Valsa-

Astosporen als Cytospora-Konidien rein kultivierte und übereinstimmende Mycelien erzielte.<sup>1)</sup>

Da die Perithezien nicht zum Gekulivieren der Sporen zu bringen waren, setzte ich mich auf die Weise in den Besitz reiner Sporenmaterials, daß ich einige Perithezien aus dem Innern der Rinde, in die sie eingesenkt waren, mit sterilen Instrumenten vorsichtig herauspräparierte und so zu ihrem Inhalt gelangte. Die Asten enthielten zumeist die Sporen noch umschlossen und wurden im ganzen auf Gelatine gestrichen, worauf die Sporen leicht und rasch ankeimten. Die Kultur aus Konidien hatte feinere Schwierigkeit.

Die jungen Mycelien von beiderlei Herkunft hatten eine Eigentümlichkeit, die ich bei andern Pilzen nur selten und nie so ausgesprochen beobachtet habe. Die jungen Keimfäden wuchsen nämlich nicht radiär von der Spore weg, sondern nahmen einen stark spiralförmig gewundenen Weg und umkreisten so mehrmals die Spore.

Das Mycel war weißlich, auf Brot wurde es teilweise braun und bildete Mycelpolsterchen, aus denen bald gelbe Konidienranken quollen, die aber hier, im feuchten Raum, bald wieder aneinanderfloßen. Nach und nach wurde das ganze Mycel teils braun, teils dunkelolivengrün. Die in künstlicher Kultur erhaltenen Konidien hatten die selbe Größe wie die auf natürlichem Substrat entstandenen. In diesen Anzeichen stimmten die aus Astosporen gezogenen Mycelien mit den aus Konidien entstandenen überein, soweit die Perithezien und Konidien von demselben Holzstück stammten. Doch wurden in Kulturen von ganz gleichen Pykniden auf andern Pappelholzstücken auch andere Farben beobachtet. Solche Mycelien wurden zumeist hellgrün. Der Versuch Nr. 13 wurde mit Konidien aus einer solchen grünen Kultur ausgeführt. Wie weit die Form der Pykniden, die Gestalt und Größe der Konidien und andere Kennzeichen dieser Nebenfruchtform auf die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Perithezienform schließen läßt, wäre noch zu untersuchen.

Der Pilz wurde auch von Brefeld kultiviert mit dem Erfolg, „daß Keimung, Mycelbildung und Erzeugung neuer Spermogonien“ wie bei *Valsa ambiens* erzielt wurde (Unters. a. d. Gesamtgebiete der Mykologie, IX, S. 42).

Um experimentell zu prüfen, ob und unter welchen Bedingungen der Pilz parasitär wird — was seither nicht bekannt war —, wurde ein Versuch eingeschlagen, das sich aus dem Gang der ganzen Untersuchung ergab: Es wurden einzelne lebende Pappelzweige von verschiedenem Wassergehalt in Gläsern infiziert. (Versuch Nr. 13 Seite 35). Aus diesem Versuch geht hervor, daß saftreiche Sprosse vollkommen pilzfest sind, daß aber solche Sprosse, deren Wassergehalt um mindestens  $\frac{1}{2}$  des Zweiggewichts unter dem Normalen steht, mit größter Leichtigkeit und Geschwindigkeit getötet werden.

Hienach ist selbstverständlich, daß ein normal vegetierender Baum wenigstens an seinen jüngeren, wasserreichsten Sproßteilen, zu der Jahreszeit des Versuches pilzfest ist: zum Überfluß führte ich eine solche Infektion an demselben Baum, von dem die Versuchszweige entnommen waren, gleichzeitig mit Versuchsbeginn aus, die denn auch gänzlich erfolglos blieb. Ein Baum kann nur dann vom Pilz ergriffen werden, wenn sein Wassergehalt etwa in

<sup>1)</sup> Die richtige Bestimmung der beiden Pilzformen wurde mir von Herrn Medizinalrat Dr. Rehm bestätigt, wofür ich ihm hiemit danke. Die Astosporen maßen 12–15  $\mu$  Länge, die Konidien 5  $\mu$  und die Asten 40–50  $\mu$ .



dem Maße, wie es der Versuch ergeben hat, gesunken ist, oder wenn sein Sauerstoffgehalt aus andern Gründen entsprechend gestiegen ist, wie wir in Kap. 1 erörtert haben. Folglich muß bei den verschiedenen beobachteten Krankheitsfällen ein solcher Empfänglichkeitszustand bestanden haben.

Die erkrankenden Bäume standen alle im gleichen Beet und es ist anzunehmen, daß hier im Boden irgend eine Ursache liegt, die eine abnorme Wasserarmut der Pappeln zur Folge hat. Vielleicht liegt die Ursache hierfür auch in mangelhafter Belichtung.

## 6. Die Stockfäule der Nadelhölzer.

Ich glaube diese Besprechung einzelner Krankheiten nicht verlassen zu sollen, ohne auch die finanziell wichtigste der forstlichen Baumkrankheiten, die Stockfäule der Nadelhölzer, vom Standpunkt der Krankheitsempfänglichkeit beleuchtet zu haben. Es handelt sich bei dieser Krankheit um eine Millionenfrage, namentlich für den bayerischen Staat. Hier hat sie neuerdings politische Bedeutung angenommen und nicht zuletzt dazu geführt, die Herabsetzung der Umtriebszeiten ernstlich zu erwägen.

Seit vier Jahrzehnten wissen wir durch die Untersuchungen Willkomm, daß die Stockfäule der Fichte von Pilzfäden verursacht wird, die ins Holz eindringen und die Zellwandungen auflösen. R. Hartig zeigte bald darauf, daß die Pilzfäden stets einem Föcherpilz, *Trametes radiciperda* Hartig (*Polyporus annosus* Fries) angehören, daß dieser in die Wurzeln eindringt und sich namentlich von Baum zu Baum verbreitet, indem sein Mycel zusammengewachsene Wurzeln benachbarter Bäume als Brücke benutzt. Manchmal bleibt der Pilz in der Hauptsache auf den an sich leblosen Kern der unteren Stammteile beschränkt, den er zersetzt und technisch unbrauchbar macht; der Baum kann dann ein hohes Alter erreichen. Oft führt der Pilz aber auch durch Tötung der Wurzeln und des unteren Splintes zum vorzeitigen Tod des Baumes.

Es wäre verfehlt, aus diesen Untersuchungen zu schließen, daß es nur der Gegenwart von Pilzsporen, geeigneter Eingangspforten und günstiger Keimungsbedingungen bedürfe, um die Krankheit in beliebigem Umfang auftreten zu lassen. Denn es liegen Beobachtungen vor, die es außer Zweifel stellen, daß zum mindesten die Häufigkeit und Intensität der Krankheit noch von andern Bedingungen abhängt.

Worin diese Bedingungen bestehen, darüber sind wir uns allerdings trotz aller Anstrengungen zahlreicher Forscher und Beobachter heute noch so unklar wie vor vier Jahrzehnten, als Willkomm die Meinungen der Praktiker über die vermeintlichen Ursachen der Rotfäule zusammenstellte. Während man früher alles, was zur Entstehung der Krankheit irgendwie beitragen mochte, als die Ursache ansah, hat uns Willkomm und Hartig zum wenigsten darauf geholfen, daß wir jetzt die Pilzwirkung als die ein-

zige Ursache und alle andern Faktoren als Bedingungen zu betrachten haben, deren Kenntnis aber für das Verständnis der Krankheit und für etwaige Maßnahmen genau so wichtig ist, als die Kenntnis des Pilzes. Wir haben hier, angesichts der fruchtlosen Erklärungsversuche, ein schlagendes Beispiel dafür, wie ratlos man einer Krankheit gegenübersteht, wenn zwar die Ursache, nicht aber die Bedingungen bekannt sind.

Als Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, daß ein Zusammentreffen von Pilzsporen, Eingangspforte und Keimungsbedingungen in vielen Fällen nicht genügt, die Krankheit herbeizuführen, daß es also auch nach Erfüllung dieser Voraussetzungen noch Immunitätszustände gibt, kann der negative Ausfall der Infektionsversuche Möllers betrachtet werden. Möller führte zahlreiche Infektionen mit verschiedener Versuchsanstellung aus, ohne die Krankheit zu erzielen<sup>1)</sup>. Möller legt diesem Befund die größte Bedeutung bei. Neuerdings wurden dann von mehreren Seiten die größten Anstrengungen gemacht, den Bedingungen der parasitären „Nadelholzsterbe“ auf Acker- und Heideland auf den Grund zu kommen, jedoch wie es scheint, ohne Erfolg.

Nach dem Ausfall unserer übrigen Untersuchungen drängt sich die Annahme auf, daß auch bei dieser Krankheit der Luftgehalt der Gewebe über die Empfänglichkeit entscheidet und ich zweifle nicht, daß man durch Verfolgung dieses Gedankens der Lösung des Rätsels näher kommt. Obwohl meine Versuche mit *Polyporus annosus* noch in den Anfängen stehen (s. Versuch Nr. 16), kann ich jetzt schon konstatieren, daß auch dieser Pilz nur in Gewebe von höherem Luftreichtum gedeihen kann, daß er also unter den Pilzen dieser Art keine Ausnahme macht. Damit ist alles, was bei der Empfänglichkeit für andere Krankheiten gesagt ist, auch für diesen Pilz sinngemäß anwendbar. Alle Faktoren von Alter, Klima und Standort, die den Luftgehalt des Gewebes erhöhen, werden der Krankheit günstig, alle entgegengesetzten ungünstig sein.

Bei der Beurteilung dieser Frage sind zwei Fälle zu unterscheiden, die manchmal in einander übergehen. Der erste, bei der Fichte häufigere Fall ist der, daß der Pilz nur im wasserfreien, leblosen Kern wächst, der zweite Fall liegt vor, wenn auch die wasserleitenden und wasserreichen Splintholzteile und die Rinde an Stamm und Wurzeln befallen und getötet werden.

Für den ersten dieser Fälle ist wichtig, daß Unterschiede im Luftgehalt nicht, wie wir seither immer sahen, durch verschiedenen Wassergehalt bedingt sein können, da ja der Kern überhaupt kein flüssiges Wasser in den Zellräumen führt. Ein Spielraum wird aber gegeben sein durch die Weite der Hohlräume im Holz. Je größer die lichte Weite der Zellen, je schmaler die Zellwand ist, desto besser wird der Pilz im

<sup>1)</sup> Möller, über die Bedeutung neuerer Pilzforchung für die Forstwissenschaft und den forstlichen Unterricht. Zeitschrift f. Forst- und Jagdwesen 1897.

Inneren des Holzes gedeihen, desto rascher und vollständiger wird er die Zellwand zerstören. Mit andern Worten: Leichtes, schwammiges Holz wird leichter zerstört als dichtes, festes. Dieser Gedanke kommt in der forstlichen Literatur über die Rotfäule mehrfach vor, er war aber nicht experimentell und physiologisch begründet und mußte deshalb leider unbeachtet bleiben.

Da der für den Pilz wichtige Luftreichtum mit der Substanzarmut des Holzes zusammengeht, drückt sich der Luftreichtum schon durch das spezifische Gewicht des Holzes aus. Es ist also anzunehmen, daß alle Faktoren, die das spezifische Gewicht beeinflussen, wie Bodenbeschaffenheit, Transpirationsgröße, Alter, auch beim Zustandekommen der Krankheit eine Rolle spielen. Über die Abhängigkeit des spezifischen Gewichts von solchen Faktoren liegen schon eingehende Arbeiten vor, auf die wir hier im einzelnen nicht eingehen wollen. Nur soviel sei angedeutet, daß beim Nadelholz der Substanzreichtum, die „Holzgüte“, im allgemeinen um so geringer ist, je breiter die Jahresringe sind, also je rascher es gewachsen ist. Deshalb sind die sehr langsam gewachsenen, engringigen Urwald- und Plenterwaldbäume des bayerischen Waldes immun gegen Rotfäule und beweisen das in ihrem ganzen, oft 300 Jahre dauernden Leben, während auf dem gleichen Standort, auf der Kahlfläche, rasch mit breitringigem, schwammigen Holz erwachsene Fichten oft ausnahmsweise schon im Stangenholzalter rotfaul werden. Ja selbst an demselben Stamm werden oft nur einzelne, breite Jahresringe faul, während sich alles übrige, dichtere Holz gesund erhält.

So im luftgefüllten Kern. Soll der zweite Fall eintreten, daß der Pilz auch auf den Splint und die Rinde übergreift, so müssen diese Gewebe in der Regel Wasser abgeben, um sich mit der zum Pilzwachstum nötigen Lustmenge zu füllen. Dabei wird natürlich ein weiträumiges substanzarmes Holz den erforderlichen Luftgehalt leichter erreichen als engringiges, dichtes Holz. Für die Empfänglichkeit für diese zum Absterben führende Form des Parasitismus sind also zwei Faktoren bestimmend: die Struktur und der Wasservorrat des Splintes. Diese beiden Faktoren entstehen von einander unabhängig und sind getrennt zu untersuchen. Sehr kompliziert und unübersichtlich wird die Sachlage dadurch, daß derselbe äußere Einfluß die Struktur ungünstig, dagegen den Wassergehalt günstig beeinflussen kann. So hat rasches Jugendwachstum, z. B. auf Ackerboden, vermutlich einen zeitweise hohen Wassergehalt, aber auch eine ungünstige, schwammige Struktur zur Folge.

Da ich selbst nicht in der Lage sein werde, die zur Bestätigung dieser Annahmen nötigen Untersuchungen alle durchzuführen, glaube ich das Vorstehende, wenn auch noch Unfertige, als Anregung veröffentlichen zu sollen. Angesichts der seitherigen Mißerfolge besteht aller Anlaß, die Dispositions-

frage auch in dieser, von experimentell begründeten Tatsachen ausgehenden Richtung zu untersuchen.

Bestätigen sich unsere Annahmen, so ist die Krankheit auf Faktoren zurückgeführt, auf welche die Forstwirtschaft nicht ohne Einfluß ist. Man hat dann in der Wahl von Boden und Standort, in der Art der Bestandsgründung und -Erziehung, in der Wahl der Umrtriebszeiten und ihrer Anpassung an den Standort Mittel, der Krankheit vorzubeugen. Bei unserer jetzigen Unkenntnis wären derartige Versuche nichts als planloses Probieren und bei der Länge der erforderlichen Zeiträume nicht durchführbar. Zur Zeit ist fast die einzige allgemein bekannte und anerkannte Tatsache die besondere Häufigkeit der Krankheit auf ehemaligem Ackerland. Schon bei den nächstliegenden Fragen, ob Saat oder Pflanzung, ob weiter oder enger Stand, natürliche oder künstliche Verjüngung günstig oder schädlich sind, gehen die Ansichten auseinander. Welchen Einfluß Klima und Bodengüte oder gar einzelne Faktoren derselben haben, ist gänzlich unbekannt. Sogar über den Einfluß des Alters kann man verschiedener Meinung sein, ohne einen vollständigen Beweis oder Gegenbeweis erbringen zu können. Und das in einer Sache, die uns alljährlich Millionen kostet!

### A n h a n g.

Die vorstehende Abhandlung wurde anfangs November von der staatswirtschaftlichen Fakultät der Universität München als Inauguraldissertation angenommen (Referent Professor Dr. von Tubeuf).

Inzwischen wurden noch einige Versuche ausgeführt, die es ermöglichen, die Angaben in Kap. 3 Abschn. 5 (S. 54 f.) über die Möglichkeit fakultativ anaerober Lebensweise unserer Pilze teilweise bestimmter zu fassen. Diese Versuche bestanden im folgenden:

**Versuch Nr. 24.** Lebensweise von Mycelien bei Luftabscluß.

Mehrere Reagenzröhren wurden etwa zur Hälfte mit Nährgelatine gefüllt und diese mit *Schizophyllum commune*, *Stereum purpureum* und einem *Penicillium* beimpft. Die Mycelien bildeten auf der erhärteten Gelatine oberflächliche Haute, von denen aus einzelne Näden bis zu 12 mm weit eindringen. Nun wurde die obere leere Hälfte der Röhren mit Nährgelatine gefüllt und das ganze durch Aufgießen von flüssigem Paraffin oder Mitt luftdicht verschlossen. Nun entwickelten sich Gasblasen am Einzel, die sich durch die atere Gelatine drängten und schließlich, nachdem die Gelatine durch den Ritz verflüssigt war, unter dem Paraffin- oder Mittpropfen ansammelten und diesen in die Höhe schoben. Es wurden so in zwei Wochen viele cem Gas in einer Rohre gebildet. Durch Wärme wurde die Gasentwicklung sehr gefördert, durch Erwärmung auf 30–33° konnte man sofort reichlich Gasblasen zum Aufsteigen bringen. Die Gasbildung war am lebhaftesten bei *Schizophyllum*,



weniger bei *Stereum* und fehlte bei *Penicillium*. Die Kulturen waren rein.

Hiermit ist bewiesen, daß unsere Pilze bei eintretendem Sauerstoffmangel das Substrat weiter zersetzen und dabei Gase im Überschuß bilden. Allerdings scheint ihr Wachstum bei vollkommenem Sauerstoffmangel sehr gehemmt zu sein und darauf ist wohl die im vorstehenden allgemein festgestellte Tatsache zurückzuführen, daß sie in luftarmes Substrat nicht eindringen. Wie weit zur Erklärung dieser Tatsache noch andere Gründe, wie der Chemotropismus (i. S. 52 Fußnote) heranzuziehen sind, mag dahingestellt bleiben.

Da, nach dem Geruch der entweichenden Gase zu schließen, Alkohol gebildet wird, dürfte die Zersetzung als Gärung zu bezeichnen und dererspaltung des Zuckers durch die Hefen ähnlich sein. Außer für die Hefen ist unter den Pilzen eine ähnliche Lebensweise bei Sauerstoffmangel wenigstens für einige Zeit für verschiedene Schimmelpilze<sup>1)</sup> und auch einen Holzpilz, nämlich *Nectria cinnabarina*<sup>2)</sup> bekannt. Auch für die Fruchtkörper einiger Hymenomyceten ist nachgewiesen, daß sie bei Sauerstoffabschluß unter Alkoholbildung eine Zeitlang weiterleben (intramolekulare Atmung).

Wie lange das Leben unserer Pilze bei Luftabschluß anhält, geht aus meinen Versuchen nicht hervor, doch haben wir nach allerlei Beobachtungen Anlaß zur Annahme, daß es sich nicht bloß um ein kurz vorübergehendes Vorstadium des Absterbens handelt. Eine Infektion lebender Bäume durch Holzzerseker geht in der Regel in der Weise vor sich, daß die Mycelien von einer größeren Astwunde aus dem inneren, älteren Holz folgend in den Stamm gelangen, wo sie sich zuerst nur in den zentralen Teilen verbreiten. Dieser Infektionsverlauf ist für mehrere Pilze genauer beschrieben, so für *Trametes pini* an der Kiefer<sup>3)</sup> und für den durch Pilze verursachten, „roten Kern“ der Buche<sup>4)</sup>, übrigens auch vielfach namentlich an Obstbäumen leicht zu beobachten, wo die Erscheinung gewöhnlich mit völliger Aushöhlung des Baumes endet. Die Ursache dieser Bevorzugung der inneren, älteren Stammteile ist, wie wir sahen, deren Luftreichtum. Das Mycel ist hier von einem dicken Mantel luftarmen Holz- und Rindengewebes umgeben und von der Außenluft ziemlich dicht abgeschlossen. Es müßte so, wenigstens in den von der Eingangspforte weiter entfernten Teilen, bald ersticken, wenn ihm nicht die Fähigkeit anaerober Lebensweise zukäme. Denn der Luftvorrat im Innern des Stammes ist auch im günstigsten Fall sehr beschränkt, er wird

<sup>1)</sup> S. Lavar, Handbuch der Technischen Mykologie I., S. 323, wo die Spezialliteratur besprochen ist.

<sup>2)</sup> Werner, Die Bedingungen der Konidienbildung bei einigen Pilzen. Diss., Basel, 1898.

<sup>3)</sup> H. Hartig, Wichtige Krankheiten der Waldbäume S. 43. Zersetzungserscheinungen des Holzes S. 32.

<sup>4)</sup> Herrmann, über die Kernbildung der Rotbuche, Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1902. 34. Bd. S. 586. Tuszon, Anatomische und mykologische Untersuchungen über die Zersetzung und Konservierung des Rotbuchenholzes, Berlin 1905.

von den wachsenden Mycelien bald verbraucht sein und die Erneuerung der verbrauchten Luft durch Diffusion spielt, wie wir sahen, gewöhnlich nur eine geringe Rolle. Wie Abschnitt 3. 1 berechnet ist, braucht z. B. *Ceratostomella coerulea* allein zur Ausbildung des eindringenden Mycels 42% des Holzvolumens an Luft, während das Kiefernholz auch im besten Fall, wenn alles flüssige Wasser fehlt, nur 58% Luft fassen kann. Der Pilz hat also in 100 ccm des möglichst luftreichen Holzes nur 16 ccm Luft als Vorrat für seine weitere Ausbildung. Es ist aber mit Sicherheit anzunehmen, daß die im Innern des Stammes eingeschlossenen Mycelien Jahre und selbst Jahrzehnte lang am Leben bleiben. Denn mehrere Beobachter und eigene Versuche stimmen darin überein, daß sich aus dem Holz seit langer Zeit verpilzter Stämme jederzeit Mycelien züchten lassen, wenn man solche Holzproben herausspaltet und in einen feuchten Raum bringt.

Sollte es vorkommen, daß im Holzzinnern infolge der Vegetation eindringender Pilzfäden auch negative Gasdrucke erzeugt werden, wie wir es an einigen jungen künstlichen Kulturen beobachtet haben, so würde das ein Nachströmen unverbrauchter Außenluft zum Vorteil des Pilzes zur Folge haben.

Hieran schließt sich eine Frage, die weniger für das Verständnis der Pilzempfindlichkeit der Bäume als vielmehr der Bauholzerzeugung und damit der Technik der Holzkonservierung von größter Bedeutung sein dürfte, ob nämlich auch der Hausschwamm, und ähnliche Bau- und Grubenholzerzeuger sich bei Sauerstoffabschluß unter Zerfetzung des Substrates am Leben erhalten können. Kommt diesen Pilzen diese Fähigkeit nicht zu, so können sie im Innern von Balken und stärkeren Brettern nicht leben und also keine von innen ausgehende Zerfetzung verursachen und — was für die Methode der Bekämpfung dieser Pilze wichtig ist — sie kommen auch im Innern zum Absterben, wenn man nur das äußerlich auftretende Luftmycel tötet oder an der Entwicklung hindert. Es würde dann ein einfacher Anstrich der Holzoberfläche mit einem Antiseptikum genügen, nicht nur um die Infektion zu verhindern sondern auch um bereits infiziertes Holz vor der Zerfetzung zu bewahren. Das scheint nun nach einem schon vor zwei Jahren von Malencović veröffentlichten Versuch<sup>1)</sup> für solche Pilze in der Tat zuzutreffen. Malencović infizierte Holzklöße durch eingebohrte Löcher im Innern mit *Merulius laezymanus*, *Coniophora cerebella* und *Polyporus vaporarius*, also den 3 wichtigsten hausbewohnenden Holzpilzen und versah die Holzproben außen mit antiseptischem Anstrich. Die Mycelien starben dann im Innern des Holzes bald ab. Malencović schließt daraus: „Das Mycel kann im Innern des Holzes nicht dauernd wachsen, sobald nur die Bildung von Luftmycel an der Oberfläche behindert ist.“ „Das Holz ist vor holzerstörenden Pilzen — mögen sich dieselben auch im Innern des Holzes befinden — schon dann geschützt, wenn dessen Oberfläche durch einen Anstrich mit einem passenden, sehr kräftigen Antiseptikum geschützt ist.“ „... ist ihnen die Bildung von Luftmycel, ist die Bildung von Fruchtträgern dauernd ausgeschlossen, so ist ... ein Wachstum im Innern ausgeschlossen.“

Diese Befunde sind um so bemerkenswerter, als sie von Malencović nicht — wie hier — auf Grund physiologischer Erwägungen — die für sich nie überzeugende Beweisraft haben, — sondern ausschließlich aus Beobachtungen und Versuchen gewonnen sind. Eine Erklärung seiner Feststellungen hat Malencović nicht versucht.

<sup>1)</sup> B. Malencović, Eine neue Theorie der Holzkonservierung, experimentell entwickelt. Sonderabdruck aus der „Baumaterialienkunde“, Heft 21, XI. Jahrg., 1906.









